(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Tübingen,
Direktor: Professor Dr. K. G. Grell)

Beschreibung zweier neuer europäischer Inocelliiden (Insecta, Raphidioptera), zugleich ein Beitrag zur vergleichenden Morphologie und Phylogenie der Kamelhalsfliegen

Von

KARL-ERNST LAUTERBACH

Inhalt

A. Einleitung 219
B. Beschreibung der Arten 220
C. Zur vergleichenden Morphologie und Phylogenie der Raphidioptera 229
1. Kopf und Prothorax 229
2. Männlicher Genitalapparat 236
3. Wert der Media anterior als taxionomisches Merkmal 247
D. Zusammenfassung 249
E. Summary 250
F. Erklärung der Abkürzungen 251
G. Literatur 251

A. Einleitung

Die beiden hier beschriebenen Arten sind auf Grund der Ausbildung der Media anterior im Hinterflügel und des Baus des männlichen Genitalapparates in die Gattung *Fibla* Navás 1919 zu stellen. Diese Gattung der Inocelliidae enthält bisher nur einen in seiner Artberechtigung gesicherten Vertreter, *Fibla maclachlani* (Albarda 1891). Sein bisher bekanntes Verbreitungsgebiet umfaßt Sardinien, Korsika, Sizilien und Kalabrien (Aspöck 1966).

Navás (1915, 1928) hat zwei weitere Arten von der Iberischen Halbinsel beschrieben, die nicht mehr identifizierbar sind, *Fibla hesperica* aus Portugal und *Fibla (Burcha) hispanica* aus Spanien. Es erscheint daher angebracht, von der Iberischen Halbinsel stammendes Material der Gattung neu zu beschreiben (s. Aspöck 1966). Von Kreta ist bisher nur das Weibchen einer unbeschriebenen Art bekannt (Aspöck 1966). Das hier beschriebene Männchen von derselben Insel könnte zu dieser Art gehören.

Eine eindeutige Beschreibung der Raphidiopteren ist nur an Hand einer genauen Darstellung des männlichen Genitalapparates möglich. Zur Untersuchung desselben wurden die letzten Abdominalsegmente abgetrennt, in 10 % KOH mazeriert und anschließend in Glyzerin übergeführt.

Während der Untersuchung des Genitalapparates der hier beschriebenen Arten fielen die erheblichen Unterschiede auf, die im Bau dieses Organkomplexes zwischen den Inocelliidae und Raphidiidae bestehen. Da eine vergleichende Untersuchung des männlichen Genitalapparates der Raphidioptera bisher völlig fehlte, wurde alles verfügbare Material aus dieser Ordnung für eine solche herangezogen. Es ergaben sich Homologien, die von den bisher in der taxionomischen Literatur vertretenen Anschauungen erheblich abweichen. Die Ergebnisse dieser Untersuchung werden ausführlich dargestellt. Um den Vergleich mit früheren Artbeschreibungen nicht zu erschweren, wurden in diesen und den Abbildungen die bisher gebräuchlichen Bezeichnungen noch einmal verwendet. Ferner ergab sich, daß die bisher für die Abgrenzung der Gattungen der Raphidioptera herangezogenen Merkmale einer phylogenetisch begründeten Betrachtungsweise nicht standhalten. Der Wert dieser Merkmale wird diskutiert. Die Untersuchung der Morphologie von Kopf und Prothorax der Inocelliidae zeigte, daß die Angaben der Literatur über diese beiden Körperregionen fast ausschließlich auf den bei den Raphidiiden vorliegenden Verhältnissen basieren. Dies ist zweifellos eine Folge der außerordentlichen Seltenheit der Vertreter der Inocelliidae. Die vom phylogenetischen Standpunkt aus bemerkenswerten Unterschiede im Bau von Kopf und Prothorax zwischen beiden Familien der Raphidioptera werden geschildert und diskutiert.

Für die Überlassung des wertvollen Materials für diese Untersuchung bin ich Fräulein cand. rer. nat. Elke Weimer und den Herren Dr. G. Mickoleit und cand. rer. nat. W. Rupprecht, Tübingen, sowie den Herren Dr. B. Mannheims (†) und Dr. Clas Naumann, Museum Alexander Koenig, Bonn, zu Dank verpflichtet. Fräulein Weimer und Dr. Mannheims danke ich außerdem für die Erlaubnis zur Beschreibung der beiden neuen Arten. Herrn Professor Dr. K. G. Grell bin ich für die Überlassung eines Arbeitsplatzes in seinem Institut verpflichtet.

B. Beschreibung der Arten

Fibla pyrenaea **nov. spec.**

Beschreibung des Holotypus:

1 Männchen, Spanische Pyrenäen, Provinz Huesca, Umgebung Jaca, Peña del Oroel, ca. 1000 m, 19.—23. VI. 1967. Elke Weimer leg. (Coll. Lauterbach). Das vorliegende Exemplar ist in Alkohol konserviert.

Kopf (Abb. 1 A, B): Kopfkapsel schwarz mit hellem Fleckenmuster. Wangenregion fast parallel, nur leicht gerundet, in der Mitte am breitesten, zum schmalen Hinterhaupt (Halsstück) jäh gerundet stumpfwinklig verengt. Die Medianfurche (Coronalnaht) deutlich. Mandibeln und Labrum braun. Letzteres am Vorderrand deutlich ausgerandet, die Außenecken abgerundet kurz behaart, rostral breiter als an der Basis. Clypeus basal braun, rostral gelb, membranös. Augen hell grauviolett gefärbt. Antennen: links abgebrochen, rechts mit 49gliedriger Geißel, die Glieder 35 bis 38 auffällig tordiert (Abb. 6 b), braun gefärbt, zur Spitze hin etwas heller werdend. Endglied etwas länger als die vorhergehenden, spindelförmig, die anderen Glieder

zylinderförmig, dicht aneinanderschließend. Behaarung dicht, hell, kurz, fast pelzig, die Härchen etwas terminad gerichtet, gleichlang. Jedes Geißelglied mit terminalem Kranz von wenigen, längeren Borsten (Abb. 6 b). Scapus kurz und gerade, ebenso der Pedicellus (Abb. 1 A). Torulus medial sklerotisiert, dunkel.

Thorax: Pronotum (Abb. 1 A, 2) dunkelbraun mit heller Zeichnung, die membranösen Ränder hell, die mediane Längsfurche deutlich. Meso- und Metanotum dunkelbraun, cranial mit heller Zeichnung, Membranen hellgelb. Beine gelbbraun, Coxae dunkelbraun.

Flügel: Alle Flügel mit drei Cubitalzellen. Vorderflügel 10 mm lang, rechts und links mit acht Queradern im Costalfeld; Pterostigma dunkelbraun, mit kurzer, schwärzlicher Beborstung, basad etwas die erste Discoidalzelle überschreitend; Costa, Subcosta, Radius basal gelblich, die dem Radius basal anliegende Media an dieser Stelle dunkler braun, Cubitus basal milchweiß. Hinterflügel 9 mm lang, Costalfeld rechts und links mit sieben Queradern; Pterostigma wie im Vorderflügel, basad nicht die basale Begrenzung der ersten Discoidalzelle erreichend; alle Längsadern basal gelblich.

Abdomen: Tergite und Sternite dunkelbraun, weitläufig punktiert, in den Punkten anliegend, spärlich und bräunlich behaart, die letzten Segmente und die Gonocoxite viel dichter, abstehender behaart. Die Membranen fast farblos, durch den hindurchschimmernden Fettkörper gelblichweiß erscheinend. Stigma des achten Segments caudal der Mitte am Ventralrande des Tergum, Tergum und Sternum dieses Segments weitgehend miteinander verschmolzen. Tergum und Sternum des neunten Segments zu einem Ring verschmolzen, der die Verschmelzungszone noch als schräge Linie erkennen läßt (Abb. 5 b). Der schmale sternale Teil des Skleritringes ist wie bei *F. maclachlani* median gerundet unter das Sternum VIII vorgezogen (Abb. 5 a, b). Der Ectoproct weicht von dem von *F. maclachlani* ab, da der die Trichobothrien tragende, caudoventrale Teil caudad vorgezogen und nicht ventrocraniad abgeschrägt ist; rechte und linke Seite sind etwas verschieden ausgebildet (Abb. 4 b, c).

Genitalapparat: Da der Genitalapparat des Männchens von *Fibla maclachlani* von Aspöck (1966) ausführlich beschrieben und abgebildet worden ist, wird hier eine vergleichende Darstellung möglich.

Die Gonocoxite (Abb. 5 b) gleichen denen von *F. maclachlani*. Bemerkenswert ist hier ein Organ, das m. W. bisher von keiner Inocelliide beschrieben worden ist, obwohl es bei den meisten paläarktischen Arten vorhanden zu sein scheint. Die Gonocoxite besitzen nämlich terminal einen umfangreichen, membranösen und ausstülpbaren Sack (Abb. 4 a), der an seiner Medialseite ein Feld kräftiger, kurzer Borsten trägt. Am fixierten Tier war er eingestülpt und trat erst während der Mazeration heraus. Die von *F. maclachlani* beschriebenen und als modifizierte Styli gedeuteten, schraubig gedrehten

Bänder (Aspöck 1966) stehen in Zusammenhang mit diesen Säcken und liegen in der Medialwand der Gonocoxite. Ich halte diese Säcke für modifizierte Styli, die während der Kopulation durch Haemolymphdruck heraustreten. Sie dürften eine Funktion als Haft- und vielleicht auch als Sinnesorgane besitzen. Bei dem Aspöck vorliegenden Exemplar von *F. maclachlani* waren sie offenbar eingestülpt und wurden daher übersehen.

Die inneren Strukturen des Genitalapparates zeigen bedeutendere Unterschiede gegenüber *F. maclachlani*. Sie liegen einmal in der Form der in Betracht kommenden Teile, zum anderen Male in der relativen Größe. Unterschiede in der Lage dürften in der veränderlichen Lage des unten besprochenen Endophallussacks liegen und bedeutungslos sein.

Das sogenannte Hypandrium internum (Abb. 3 h, i) ähnelt dem der verglichenen Art, jedoch sind die Seitenflügel weiter abgespreizt und gerader, der Caudalrand ist schmäler. Der bedeutendste Unterschied liegt in der Ausbildung der als verschmolzene Parameren (Aspöck 1966) gedeuteten Struktur. Sie ist bei *F. maclachlani* am cranialen Rand tief eingebuchtet, der Caudalrand fast gerade abgestutzt. Bei der hier vorliegenden Art ist der craniale Rand dagegen halbkreisförmig vorgewölbt, die caudale Hälfte fast dreieckig geformt, mit abgerundeter Spitze, da die Seiten fast gerade sind

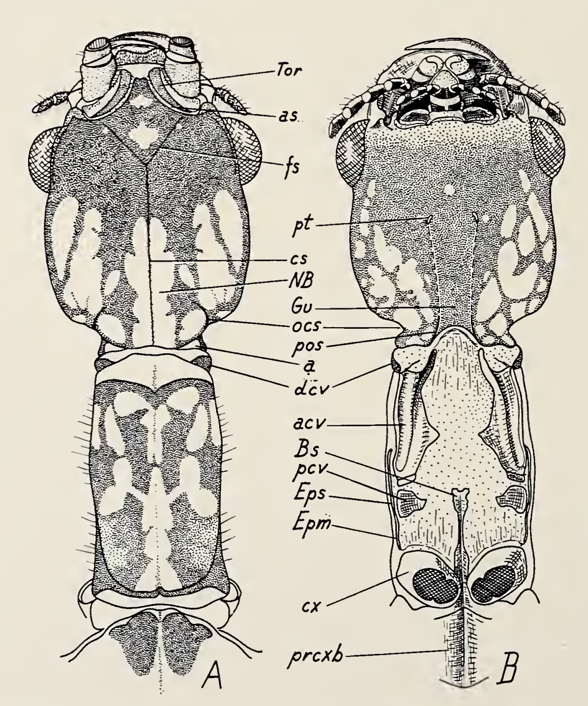


Abb. 1. *Fibla pyrenaea* nov. spec., Kopf und Prothorax: A) dorsal, B) ventral.

(Abb. 3, f, g). Das Organ wirkt viel kompakter als bei *F. maclachlani.* Im Profil erscheint es viel höher als bei der verglichenen Art und stellt einen stark sklerotisierten Napf dar, dessen gewölbter Boden dorsad gerichtet ist.

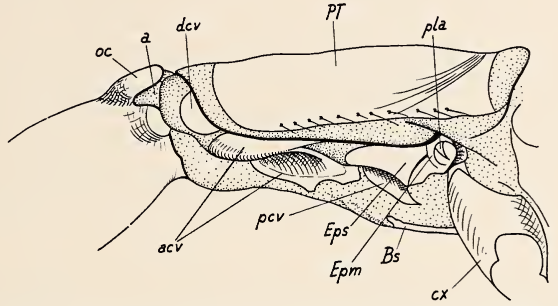


Abb. 2. *Fibla pyrenaea* nov. spec.: Prothorax, lateral.

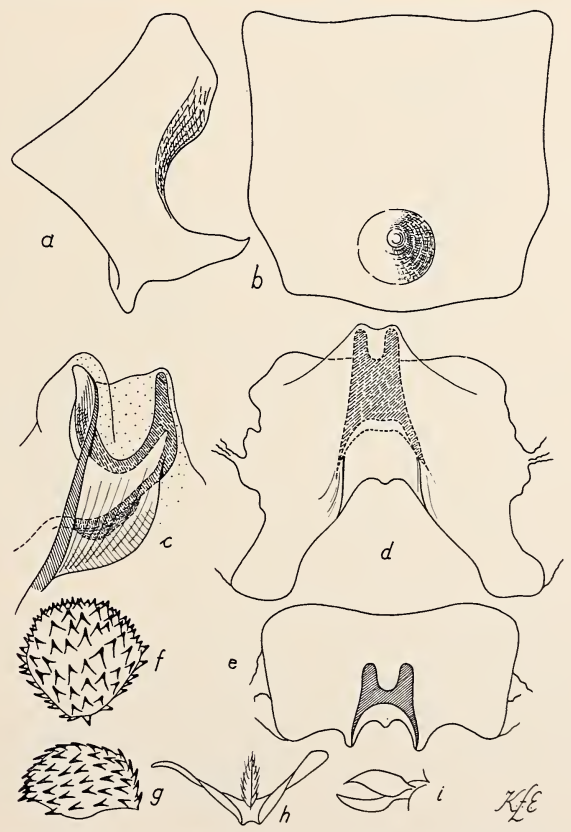


Abb. 3. *Fibla pyrenaea* nov. spec., Genitalapparat: sog. Sternum XI: a) lateral, b) caudal; Arcessus: c) lateral, d) dorsal, e) caudal; sog. Parameren: f) dorsal, g) lateral; Hypandrium internum: h) dorsal, i) lateral.

Seine Außenseite ist bei beiden Arten dicht mit kurzen, kräftigen und craniad weisenden Dörnchen besetzt. Das als Arcessus bezeichnete Organ (Abb. 3, c, d, e) ist im Profil betrachtet dem der verglichenen Art sehr ähnlich, doch ist in den Abbildungen bei Aspöck (1966) offenbar der breite, laterobasale Teil des Mittelstücks nicht mit dargestellt. Der Hauptteil des Arcessus ist bei der vorliegenden Art etwas abweichend gestaltet. Er ist viel breiter als bei *F. maclachlani* (vgl. die Abbildungen bei Aspöck). Das sogenannte Sternum XI trägt wie bei *F. maclachlani* ein caudad gerichtetes Horn, das aber terminal schwach gegabelt ist. Rechte und linke Seite erscheinen im Profil etwas verschieden ausgebildet (Abb. 3 a, 4 e). In der Ansicht von caudal (Abb. 3 b) gleicht es weitgehend dem Sternum XI von *F. maclachlani*.

Ökologie: Das vorliegende Exemplar wurde auf einem trockenen Nordhang innerhalb eines lichten Kiefernbestandes im Fluge erbeutet. Da

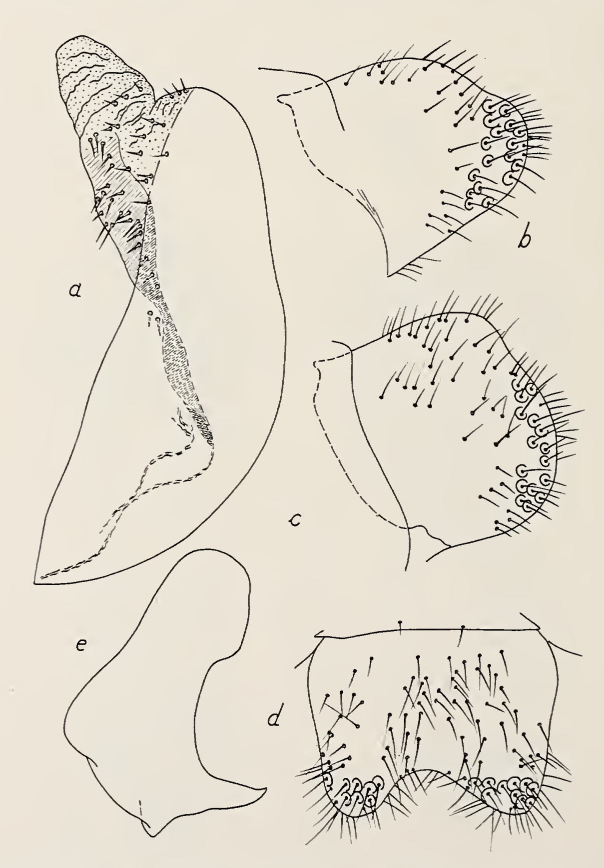


Abb. 4. *Fibla pyrenaea* nov. spec.: a) rechter Coxopodit, ventral, Stylussack ausgestülpt; Ectoproct: b, c) lateral, d) dorsal; e) sog. Sternum XI, lateral.

sich keine Laubholzbestände in der Nähe des Fundortes befanden, ist anzunehmen, daß diese Art an Nadelholz (*Pinus* sp.) gebunden ist.

Fibla elkeweimerae **nov. spec.**

Beschreibung des Holotypus:

1 Männchen, Westkreta, Lefka Ori im Askifu-Gebirge, 1200—2000 m, 11. bis 13. V. 1956. Dr. B. Mannheims leg. (Coll. Museum Alexander Koenig, Bonn; Eingang Nr. 7, 1956). Das vorliegende Exemplar war genadelt und wurde in Alkohol überführt.

Die Art ist Fräulein Elke Weimer gewidmet, der ich die vorhergehende Art sowie zahlreiches weiteres Neuropteren-Material verdanke.

Kopf (Abb. 6 a): Die Wangenregion deutlich kürzer als bei der vorhergehenden Art, caudal breiter als am Augenhinterrand, zum Hinterhaupt (Halsstück) hin viel breiter und deutlicher gerundet. Die Kopfform entspricht der der europäischen *Inocellia*-Arten. Das Zeichnungsmuster des Kopfes entspricht grundsätzlich dem der vorhergehenden Art. Augen dunkelbraun gefärbt, was vielleicht ein Artefakt infolge der Trockenpräparation darstellt. Die Antennen (Abb. 6 c) sind ungewöhnlich lang, länger als die Vorderflügel. Geißel der rechten Antenne ohne das fehlende Endglied mit 102 Gliedern, Geißel der linken Antenne nur bis Glied 46 erhalten. Diese Art besitzt somit die m. W. höchste von den Raphidiopteren bekannt gewordene Gliederzahl der Antennen. Scapus und Pedicellus wie bei der vorhergehenden Art. Die ganze Antenne dunkelbraun gefärbt, Torulus vollständig membranös und gelb. Die Geißel der Antennen ist etwa perlschnurförmig gebaut, die Glieder terminal und besonders basal verengt, der konisch verengte basale Teil glatt, glänzend, unbehaart, das zylindrische Mittelstück dicht, gleichmäßig und fein ringsum behaart, die Haare viel länger als bei der vorhergehenden Art; ein distaler Kranz längerer Borsten fehlt, die Haare stehen etwa senkrecht zur Längsachse der Geißelglieder. Die Geißel wird zur Spitze hin gleichmäßig dünner, eine abweichende Ausbildung terminaler Glieder wie bei der vorhergehenden Art oder den Männchen der *Inocellia*-Arten fehlt. Der terminale Teil der Geißel besteht aus ungewöhnlich kleinen Gliedern, die entsprechend spärlicher behaart sind. Labrum und Clypeus wie bei der vorhergehenden Art.

Prothorax: Wie bei der vorhergehenden Art gebaut. Das Zeichnungsmuster des Pronotum weicht ab, was teilweise vielleicht ein Artefakt infolge der Trockenpräparation darstellt. Der breite, membranöse Saum des Pronotum hell, der sklerotisierte Teil lateral breit dunkelbraun, median breit heller bernsteinfarben mit Spuren eines Zeichnungsmusters wie bei der vorhergehenden Art. Thorax und Abdomen sonst wie bei der vorhergehenden Art gefärbt und behaart.

Flügel: Alle Flügel mit vier Cubitalzellen, im rechten Vorderflügel ist eine zusätzliche kleine Zelle als Anomalie eingeschoben. Vorderflügel 11 mm lang, Costalfeld rechts und links mit neun Queradern; Pterostigma

heller braun mit kurzer, dunkelbrauner Beborstung, basad die basale Begrenzung der ersten Discoidalzelle etwas überschreitend. Die Längsadern basal ähnlich aufgehellt wie bei der vorhergehenden Art. Hinterflügel 10 mm lang, Costalfeld rechts mit neun, links mit acht Queradern; Pterostigma wie im Vorderflügel gefärbt, basad die basale Begrenzung der ersten Discoidalzelle etwas überschreitend. Abdomen (Abb. 5 c, d): Tergum des neunten Segments dorsal doppelt eingedrückt, sein Cranialrand mit zwei gerundeten Lappen unter das Tergum VIII vorgezogen, sein schmaler sternaler Teil nicht median unter das Sternum VIII vorgezogen. Der Ectoproct caudal

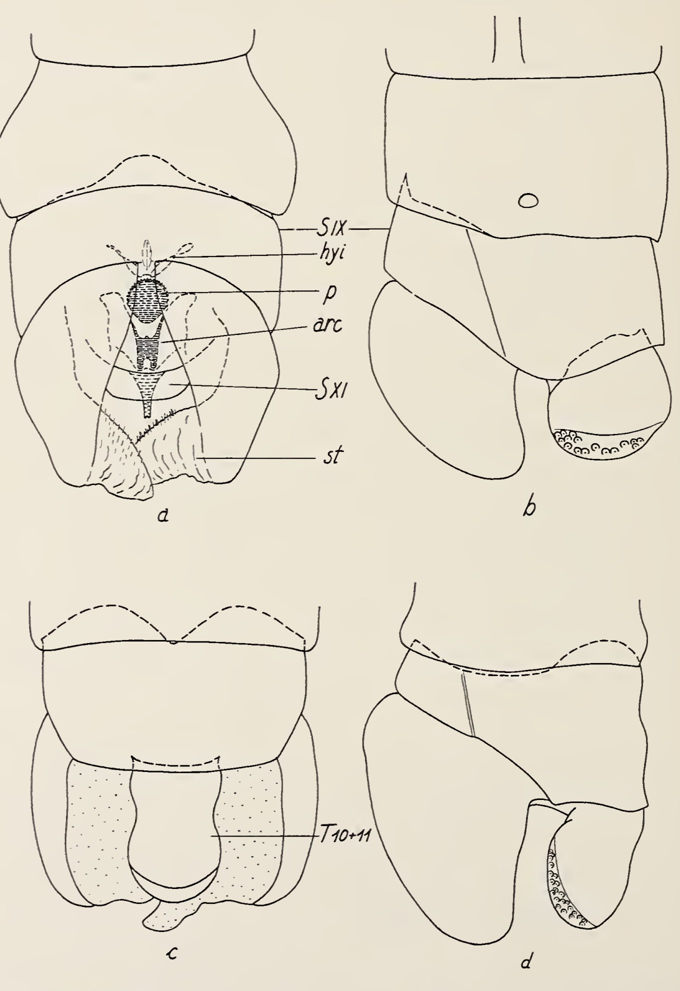


Abb. 5. Abdominalenden: *Fibla pyrenaea* nov. spec.: a) ventral, b) lateral. *Fibla elkeweimerae* nov. spec.: c) dorsal, d) lateral.

abgerundet, nicht ausgebuchtet wie bei der vorhergehenden Art, dorsal und lateral in der Mitte eingedrückt.

Genitalapparat: Die Teile des Genitalapparats zeigen stärkere Abweichungen gegenüber der vorhergehenden Art. Die Gonocoxite sind etwas gestreckter und besitzen gleichartige, ausstülpbare, membranöse Säcke. Der mediale Borstenbesatz der letzteren ist stärker, die Borsten sind länger. Das Skleritband in der Medialwand der Gonocoxite ist deutlicher ausgebildet. Das sogenannte Hypandrium internum ist geringer entwickelt (Abb. 7 g). Die sogenannten verschmolzenen Parameren (Abb. 7 d, e, f) bilden einen flacheren, gestreckteren Napf, der im caudalen Teil deutlich länger ist, die Dörnchen der Außenseite sind kleiner. Der sogenannte Arcessus (Abb. 7 a, b, c) besitzt ein tiefer wannenförmiges Basalstück von abweichender Gestalt. Das Mittelstück ist terminal nicht so tief gegabelt, sein lateraler Teil nicht so breit wie bei der vorhergehenden Art. Das sog. Sternum XI (Abb. 8 b, c, d, e) weicht stärker ab. Sein caudad gerichteter Hornfortsatz entspringt mehr dorsal an der Platte, seine Spitze ist hakenförmig aufgebogen und trägt ein Paar spitzer Hörnchen. Im Profil erscheint das sogenannte

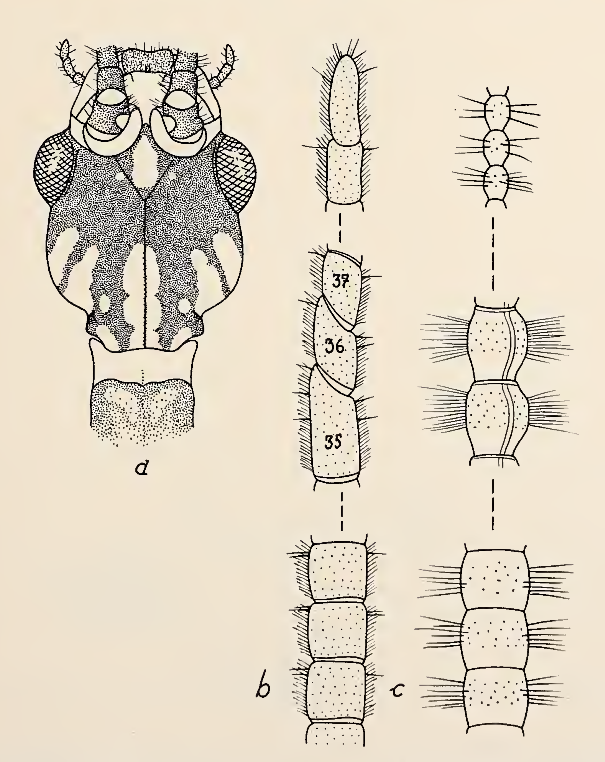


Abb. 6. a) *Fibla elkeweimerae* nov. spec., Kopf dorsal; Antennen: b) *Fibla pyrenaea* nov. spec., c) *Fibla elkeweimerae* nov. spec.

Sternum XI im ventralen Teil breiter, im dorsalen Teil schmäler als bei der vorhergehenden Art, rechts und links ist es ebenfalls etwas verschieden ausgebildet.

Über die Ökologie dieser Art ist nichts bekannt.

Fibla maclachlani (Albarda) und *F. pyrenaea* nov. spec. sind zweifellos nahe miteinander verwandt. Der Hauptunterschied liegt in der abweichenden Ausbildung der sogenannten Parameren, geringeren Differenzen der anderen inneren Strukturen des männlichen Genitalapparates und der Form des Ectoprocts. In der Kopfform und der Ausbildung des neunten Segments stimmen beide Arten miteinander überein. Es ist nicht auszuschließen, daß ein reichlicheres Material später erweisen wird, daß es sich um die östliche und westliche Subspecies einer Art handelt. Die räumlich weit getrennten Fundorte und die genannten Unterschiede im männlichen Genitalapparat sowie die noch sehr geringe Kenntnis der Gattung lassen es aber ratsamer erscheinen, sie vorerst als eigene Arten zu behandeln. *F. elkeweimerae* nov.

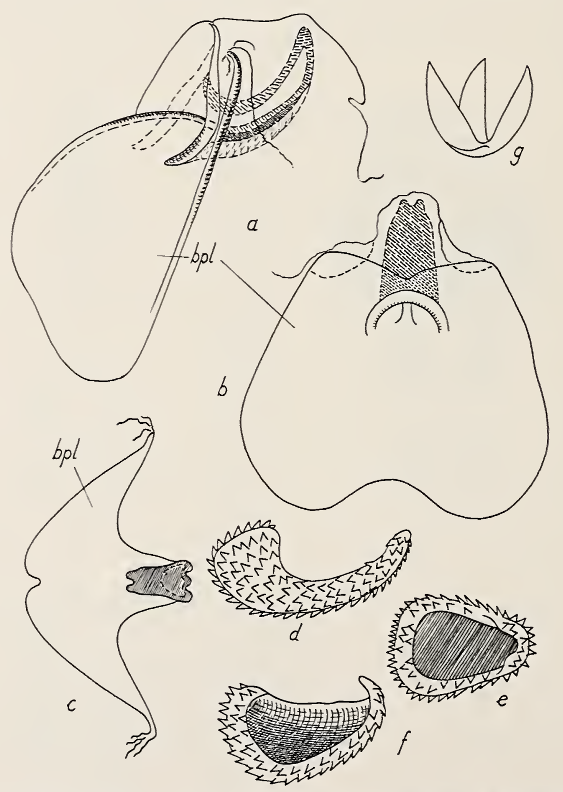


Abb. 7. *Fibla elkeweimerae* nov. spec., Genitalapparat: Arcessus: a) lateral, b) caudal, c) dorsal; sog. Parameren: d) lateral, e) ventral, f) ventrolateral; g) Hypandrium internum, dorsal.

spec. zeigt stärkere Abweichungen im Bau des Ectoprocts, des neunten Segments und der Strukturen des männlichen Genitalapparats. Auffallend sind die Unterschiede in der Kopfform und im Bau der Antennen.

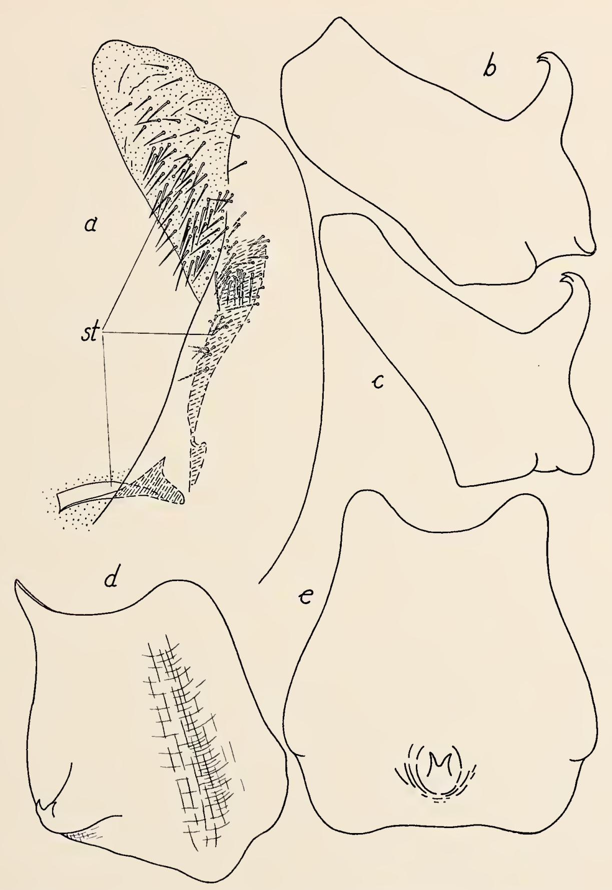


Abb. 8. *Fibla elkeweimerae* nov. spec., Genitalapparat: a) rechter Gonocoxit, ventral, Stylussack ausgestülpt; sog. Sternum XI: b, c) lateral, d) laterocaudal, e) caudal.

Insgesamt betrachtet erscheint die Gattung *Fibla* Navás durch den Bau der männlichen Genitalorgane gut begründet. Durch den Besitz der Skleritschale der sogenannten Parameren, einer ausgesprochenen Spezialhomologie, wird sie von allen anderen bekannten Inocelliiden abgegrenzt.

C. Zur vergleichenden Morphologie und Phylogenie der Raphidioptera

1. Kopf und Prothorax

Das Nackenband ist bei *Fibla* wie bei allen Inocelliiden entlang der Mittellinie geteilt und durch seitliche Einbuchtungen gegliedert (Abb. 1 A,

6 a). Bei den Raphidiidae ist es, wenn überhaupt deutlich ausgebildet, fast stets ungegliedert und nicht median geteilt. Ein median geteiltes Nackenband ist auch für die Megalopteren typisch (Achtelig 1967). Das Auftreten eines median geteilten Nackenbandes bei den Inocelliidae ist als ursprünglich innerhalb der Raphidioptera anzusehen. (s. u.).

In diesem Zusammenhang erscheint es richtig, auf die Natur des Nackenbandes und die helle Zeichnung des Kopfes und Prothorax der Raphidioptera hinzuweisen. Diese wird in der taxionomischen Literatur zwar mehrfach beschrieben und in ihrem taxionomischen Wert diskutiert, da individuell recht veränderlich, jedoch gewinnt man den Eindruck, daß über die anatomischen Grundlagen der Zeichnung keine Klarheit herrscht.

Die hellen Flecken des Zeichnungsmusters der Raphidioptera bezeichnen die Ursprungsstellen der Muskulatur. Das Nackenband enthält die medialen dorsalen Bündel des kräftigsten Kopfmuskels, des Mandibeladduktors, die seitlich davon liegenden Fleckenfelder ebenfalls noch einen Teil der dorsalen Bündel dieses Muskels und am Außenrande die lateralen Bündel. Die frontal des Nackenbandes liegenden kleinen Flecken umfassen die Ursprünge der Labralretraktoren, Mundwinkelretraktoren und dorsalen Dilatatoren des Pharynx. Die beiden großen Fleckenfelder der Kopfunterseite enthalten medial die ventralen Bündel des Mandibeladduktors, lateral die des schwächeren Mandibeladduktors. Die kleinen Fleckchen in der Nähe der hinteren Tentorialgruben gehören zur Muskulatur der Maxille und des Labium (Achtelig 1967).

Die Pigmentierung der Insekten beruht hauptsächlich auf zwei Grundlagen. Einmal ist Pigment in die Epidermis eingelagert und scheint durch die mehr oder weniger transparente Cuticula hindurch, oder es schimmern verschieden gefärbte innere Organe hindurch. Diese Art der Pigmentierung entfällt hier. Zum anderen Male wird Pigment in die Exocuticula eingelagert. Dieser Fall liegt hier vor. Es werden in der Cuticula Melanine gebildet, die die Braun- oder Schwarzfärbung bewirken.

An den Ursprungsstellen der Muskelbündel durchziehen dichtgedrängt deren Fibrillen die Epidermiszellen, um sich an der Cuticula zu befestigen bzw. in sie einzutreten. In diesen Epidermiszellen ist kein Platz mehr vorhanden für die Einlagerung von Pigmentgranula, wie man an günstigen Objekten sehr schön im Leben beobachten kann, z. B. hyalinen Kleinkrebsen oder aquatilen Insektenlarven. So treten auch bei den erstgenannten Formen mit epidermaler Pigmentierung die Muskelursprungsorte als helle Flecke in Erscheinung.

Bei den Raphidioptera und anderen Insekten ist aber auch die Cuticula an den Ursprungsstellen der Muskulatur oft nicht durch Melaninbildung gefärbt, sondern zeigt nur das Bernsteingelb des Sklerotins. Dies dürfte auf einer abweichenden chemischen und physikalischen Struktur dieser Cuticu-

larbereiche beruhen. Hierüber fehlen m. W. leider spezielle Untersuchungen. Die dunkelbraun oder schwarz gefärbten Teile der Cuticula zwischen und außerhalb der Muskelursprungsstellen sind durch Melanin dunkel pigmentiert.

Bei *Fibla* und einigen *Inocellia*-Arten haben wir den Fall vorliegen, daß das Ursprungsmuster der an der Innenwand der Kopfkapsel entspringenden Muskulatur vollständig in Erscheinung tritt. Bei vielen Raphidiiden und einem Teil der *Inocellia*-Arten sind jedoch die großen lateralen Ursprungsfelder der Mandibelmuskulatur und bei manchen Arten auch noch das Nackenband schwarz pigmentiert. Auf welcher Grundlage dieses abweichende Verhalten beruht, ist m. W. nicht bekannt. Vielleicht spielt hier eine ungewöhnlich dicke Zementlage der Epicuticula eine Rolle, wie sie von den Coleopteren bekannt ist. Sollte dies der Fall sein, dann wäre das Zeichnungsmuster nur überdeckt. Bei allen Arten mit schwarz pigmentierten Ursprungsfeldern der Kopfmuskulatur sind diese Bezirke aber stets durch eine abweichende Struktur der Cuticula gekennzeichnet. Die Ursprungsorte der Muskulatur zeigen eine viel feinere Mikroskulptur und sind matter. Die anderen dunkel pigmentierten Teile der Kopfkapsel weisen eine viel rauhere Mikroskulptur auf und besitzen stärkeren Glanz. Diese Strukturverschiedenheiten der Oberfläche der Cuticula sind natürlich ebenso bei den Arten mit vollständig ausgebildetem, hellem Fleckenmuster vorhanden.

In der taxionomischen Literatur über die Raphidioptera findet sich der Hinweis auf die Inkonstanz des Fleckenmusters und seinen somit geringen taxionomischen Wert (Carpenter 1936). Wie erwähnt, beruht das Fleckenmuster auf der Lage der Muskulatur, die wiederum nach einem festen Bauplan angeordnet ist. Daraus ergibt sich, daß eine individuelle Variabilität des Musters nur in beschränktem Maße möglich ist. Sie besteht in der mehr oder weniger starken Ausbildung, der Fusion oder Aufgliederung einzelner Bündel. Dementsprechend haben einzelne Flecke individuell verschiedenen Umfang, sind geteilt oder zwei oder mehr Flecke sind miteinander verschmolzen. In der Regel findet man solche Unterschiede schon beim Vergleich des Fleckenmusters der rechten und linken Seite eines Individuums (Abb. 1 B). Da bei nahe miteinander verwandten Arten, z. B. innerhalb einer Gattung, prinzipiell noch ein übereinstimmender Plan der Anordnung der Muskulatur zu erwarten ist, wird für die Artdiagnose das Fleckenmuster oft von geringem Wert sein oder die Differenzen so gering, daß sie sich der deskriptiven Erfassung entziehen. Zwischen höheren taxionomischen Einheiten können aber sicher Verschiedenheiten im Anordnungsplan bestehen, die sich in der abweichenden Musterbildung äußern, die von der individuellen Variabilität nicht mehr betroffen wird. So kann man feststellen, daß inerhalb der Inocelliidae ein dem gleichen Plan unterworfenes Zeichnungsmuster (vgl. die Abbildungen bei Albarda) besteht, das für die ganze Familie Gültigkeit hat.

Die Pigmentierung durch Melaninbildung und Sklerotisierung findet erst nach der Häutung bzw. nach dem Schlüpfen der Imago statt, dem die Phase der Härtung und Ausfärbung folgt. Frisch geschlüpfte Tiere zeigen daher noch ein vollständiges Fleckenmuster. Die Melaninbildung scheint in geringem Umfang noch während des ganzen Lebens weiter zu laufen, da alte Exemplare oft dunkler gefärbt sind als junge, aber schon voll ausgefärbte und ausgehärtete Stücke.

Die Kopfnähte sind bei den Raphidiidae stark reduziert (Achtelig 1967, Ferris und Pennebaker 1939). Coronalnaht und Frontalnähte fehlen, ebenso die Antennalnähte. Die Epistomalnaht kann voll ausgebildet sein oder bis auf laterale Spuren reduziert. Die lateral in der Epistomalnaht liegenden vorderen Tentorialgruben sind nicht mehr nachweisbar oder nur angedeutet, die vorderen Tentorialarme schwach ausgebildet. Die Occipitalnaht ist nicht mehr nachzuweisen, die Postoccipitalnaht stark reduziert und nicht mehr sicher auf der Ventralseite der Kopfkapsel festzustellen.

Bei *Fibla* und wohl allen Inocelliidae, wie die Abbildungen bei Albarda (1891) schließen lassen, ist die Coronalnaht noch deutlich ausgeprägt (Abb. 1 A, 6 a). Sie gabelt sich vorn in die schwach ausgebildeten aber noch gut verfolgbaren Frontalnähte. Die Antennalnähte sind kräftig entwickelt und trennen einen hohen, schirmartigen Torulus von der Kopfkapsel ab, der die auffallend großen, stark frontad gerückten Antennengruben lateral, caudal und medial umgibt. Die Epistomalnaht ist deutlich ausgebildet, wird jedoch durch die großen Antennengruben zum Teil verdeckt. Lateral und zwischen den Antennengruben ist sie gut sichtbar. Lateral der Antennengruben liegen in ihr die recht großen vorderen Tentorialgruben. Das läßt darauf schließen, daß hier die vorderen Tentorialarme noch kräftiger ausgebildet sind als bei den Raphidiidae. Dies steht im Einklang mit der Erhaltung der Kopfnähte (Achtelig 1967). Es ist eine gut ausgeprägte Occipitalnaht vorhanden, die das Hinterhaupt in auffallender Weise absetzt (Abb. 1 A, B; 2, 6 a). Sie ist nur dorsomedian unterbrochen. Eine deutliche Postoccipitalnaht umgibt das Foramen occipitale und ist, wenn auch schwach ausgeprägt, noch bis zu den hinteren Tentorialgruben zu verfolgen. Basal ist sie jedoch vor dem Foramen occipitale noch tief eingesenkt. Bei *Fibla elkeweimerae* nov. spec. zieht auch noch ein deutlich ausgebildetes Nahtpaar vom Vorderrand der hinteren Tentorialgruben frontad und grenzt die Region des Postmentum ab.

Die Gula ist bei den Raphidiidae, sicher im Zusammenhang mit der starken basalen Verengung und Verlängerung des Kopfes, caudal stark eingeengt bis auf eine einfache Mediannaht (Achtelig 1967, Ferris und Pennebaker 1939). Bei *Fibla* ist der Kopf wie bei allen Inocelliiden basal nicht verengt und auch noch nicht so auffallend verlängert wie bei den Raphidiiden. Dementsprechend ist die Gula basal noch kaum eingeengt und hier deutlich ausgebildet (Abb. 1 B).

Das Foramen occipitale soll bei *Raphidia flavipes* Stein von einem stark sklerotisierten Occipital-Postoccipitalbogen umgeben sein (Achtelig 1967). Er fehlt allen mir bekannten Raphidiopteren, auch den vorliegenden Stücken von *Raphidia flavipes*. Jedoch ist die Cuticula in der angegebenen Region stärker schuppig-dornig skulptiert. Es scheint eine Fehldeutung dieser Cuticularstruktur vorzuliegen. Bei *Fibla* und wahrscheinlich allen Inocelliidae fehlt der von den Raphidiidae bekannte, im Profil als Zapfen erscheinende, hufeisenförmig gebogene Wulst, der ventral das Foramen occipitale umgibt. An ihm inseriert die ventrale Längsmuskulatur des Prothorax (Achtelig 1967). Der Rand des Foramen occipitale ist bei *Fibla* ringsum nur leicht und schmal aufgebogen. Bei *Raphidia flavipes* liegt über dem erwähnten Zapfen ein kleiner Gularsklerit (Achtelig 1967). Er fehlt allen mir bekannten Raphidiopteren, auch den vorliegenden Stücken von *Raphidia flavipes*. Jedoch können solche kleinen, accessorischen Skleritbildungen individuell oft fehlen.

Der Prothorax zeigt zwischen den Vertretern beider Familien der Raphidioptera bemerkenswerte Unterschiede. Bei den Inocelliidae ist er noch nicht so stark verlängert wie bei den Raphidiidae und noch etwas kürzer als der Kopf. Bei den Raphidiidae ist er in der Regel stärker verlängert.

Das Pronotum ist bei *Fibla* wie bei allen Inocelliiden normal entwickelt und nimmt als großer Schild die Dorsalseite des Prothorax ein. Lateral reicht es nur etwa bis zur Mitte der Seiten des Prothorax herab. Der Seitenrand trägt eine Reihe von Tastborsten (Abb. 1, 2), die den Raphidiidae fehlt. Bei letzteren hat das Pronotum dagegen mächtige, freie Seitenflügel ausgebildet. Sie umgeben die Flanken des Prothorax und reichen noch auf die Ventralseite, wo sie nur einen Medianspalt zwischen sich frei lassen. Bei trockenen, genadelten Sammlungsstücken rollt sich das Pronotum ein, so daß sich die Seitenflügel ventral überlappen und der ventrale Medianspalt geschlossen erscheint. Diese unnatürliche Situation findet sich öfters in den Abbildungen der Literatur wiedergegeben.

Die Cervicalia (Laterocervicalia) sind bei *Fibla* und wohl allen Inocelliiden median durch die mebranöse Halshaut weit getrennt (Abb. 1 B, 2). Caudal ist ein Paar kleiner Postcervicalia[1]) vorhanden, das lateral an die Proepisterna grenzt. Frontad schließt sich an die Postcervicalia ein Paar großer und kompliziert gebauter Antecervicalia an, das durch eine schmale, membranöse Zone von den Postcervicalia getrennt ist. Jedes Antecervicale sendet von seiner Medialseite her einen schmalen Fortsatz frontad, der mit dem kleinen Kehlsporn des Hinterhaupts in gelenkige Verbindung tritt. Dorsal und etwas frontal des Vorderendes der Antecervicalia liegt bei *Fibla*

[1]) Der Begriff Cervicalia soll hier keine Homologie ausdrücken, sondern ist nur im topographischen Sinne gemeint. Ante- und Postcervicalia können wohl in manchen Fällen aus einem ursprünglich einfachen Laterocervicale entstanden oder aber auch verschiedener Herkunft sein (s. o.).

ein größeres Skleritpaar in der Cervicalmembran. Die caudale Hälfte dieser Sklerite liegt unter dem membranösen Vorderrand des Pronotum verborgen. Man kann dieses Skleritpaar als Dorsocervicalia bezeichnen. Ein gleichartiges Skleritpaar kommt am ebenfalls verlängerten Prothorax der Nemopteridae vor (Acker 1958, Tjeder 1967). Vielleicht handelt es sich um funktionell bedingte Konvergenzbildungen, die mit der Verlängerung des Prothorax zusammenhängen.

Caudal grenzen die Proepisterna breit an die Proepimera, von denen sie nicht deutlich abgegliedert sind. Die Region des Epimeron ist aber durch das Coxopleuralgelenk und die Grube der Pleuralapophyse hinreichend gekennzeichnet. Frontal überlappen sie noch teilweise die Antecervicalia. Vom Furcasternum aus, das unter der Praecoxalbrücke des Mesothorax verborgen liegt, zieht eine größere, frontal erweiterte Skleritspange zwischen den Coxae des ersten Beinpaares frontad (Abb. 1 B, 2). Sie ist median in ganzer Länge tief eingezogen. Man kann sie als Basisternum ansprechen.

Bei den Raphidiidae sind die Post- und Antecervicalia miteinander lateral verbunden. Außerdem sind die Partner beider Paare jeweils auf der Ventralseite der Halsregion ohne Spur einer Grenze miteinander verschmolzen. Nur an der Grenze zwischen Post- und Antecervicalia ist ein artweise etwas verschieden gestaltetes, größeres und median gelegenes Membranfenster erhalten geblieben. So findet sich in der ventralen Halshaut der Raphidiidae nur noch eine einzige große und langgestreckte Cervicalplatte. Die bei *Fibla* ausgebildeten Dorsocervicalia fehlen den Raphidiidae. Die bei *Fibla* als Basisternum gedeutete Medianspange ist bei den Raphidiidae nur als schmaler, kurzer und dornförmiger Fortsatz des Furcasternum erhalten, der zwischen den Coxae des ersten Beinpaares liegt und kaum über diese hinausragt. Die Muskulatur des Prothorax konnte aus Mangel an fixiertem Material zur Sektion leider nicht mit berücksichtigt werden.

Matsuda (1956 a) sieht den caudalen Teil der großen Cervicalplatte der Raphidiidae in seinem Medianstück als Basisternum an, in seinen Seitenteilen vermutet er Teile der Subcoxa, hier also des Proepisternum. Auf Grund der bei *Fibla* gefundenen Verhältnisse gewinnt diese Deutung an Wahrscheinlichkeit. Die typische caudale Gelenkverbindung zwischen Cervicale und Prothorax liegt zwischen Caudalende des Cervicale und Frontalende des Proepisternum. Bei *Fibla* reicht das Proepisternum frontad bis über das Caudalende des Antecervicale. Letzteres stützt sich außerdem gegen das Postcervicale (Abb. 1 B, 2). Dieses wirkt nun durch seine Lagebeziehungen zu Proepisternum und Antecervicale wie ein abgegliederter, mediad gerichteter Flügel des Proepisternum. Der Frontalteil der als Basisternum gedeuteten Skleritspange ist bei *Fibla* deutlich erweitert, der Mittelteil dagegen sehr schmal. Es ist wahrscheinlich, daß der caudal des Membranfensters liegende Teil der großen Cervicalplatte der Raphidiidae aus einer Verschmelzung der vergrößerten, vom Proepisternum abgegliederten Post-

cervicalia und des Frontalteils des Basisternum entstanden ist. Die ursprüngliche Verbindung zwischen Basis und Frontalteil des Basisternum ging verloren.

Die ältere Deutung von Ferris und Pennebaker (1939), die die Cervicalplatte der Raphidiidae in ihrer Gesamtheit mit dem Cervicale identifiziert, wird damit hinfällig. Auch die neueren Handbücher der Zoologie bringen unzutreffende Deutungen der Sklerite der Cervicalregion, wobei einseitig nur die Raphidiidae zugrunde gelegt werden. Friedrich (1953) und Grandi (1951) bezeichnen die gesamte Skleritplatte der Raphidiidae als Cervicale, Handlirsch (1933—1936) als Sternit und Grassé (1951) als Prosternum.

Die Ausbildung größerer Skleritplatten in der Cervicalregion bei den Raphidiidae ist wohl im Zusammenhang mit der im Vergleich zu den Inocelliidae weiter fortgeschrittenen Verlängerung des Prothorax zu sehen. Für die langgestreckte Ventralseite des Prothorax wurde ein Schutz durch Skleritplatten und zugleich eine Versteifung notwendig. Im gleichen Licht erscheint auch die Ausbildung der großen Seitenlappen des Pronotum. Man könnte daran denken, daß die Röhrenstruktur des Pronotum bei den Raphidiidae wesentlich für die Versteifung des langen „Halses" sei.

Insgesamt betrachtet können wir nach der Untersuchung der äußeren Morphologie des Kopfes und des Prothorax zweier Vertreter der Inocelliidae feststellen, daß sich diese Familie gegenüber den Raphidiidae durch die Beibehaltung einer Anzahl von Primitivmerkmalen auszeichnet. Demgegenüber sind die Raphidiidae durch eine Anzahl von Reduktionen, besonders in der Kopfregion, und Spezialisationen, die vor allem die Prothorakalregion betreffen, bemerkenswert.

Als ursprünglich können folgende Merkmale gelten: gute Ausbildung der Kopfnähte, nicht zur Basis hin verengter, wenig verlängerter Kopf, nicht verengte Gula, einfach gebaute Occipitalregion, relativ kurzer Prothorax, einfaches Pronotum ohne Seitenlappen, nicht miteinander verschmolzene Cervicalia, freies Basisternum.

Die Inocelliidae sind daher als die im Bau von Kopf und Prothorax ursprünglichere Familie der Raphidioptera anzusehen.

Weiterhin ist festzustellen, daß die Reduktion der Kopfnähte innerhalb der Raphidioptera eigenständig stattgefunden hat, parallel zu einer gleichartigen Reduktion innerhalb der Megaloptera. Die Annahme, daß die Raphidiidae und von den Megaloptera Corydalidae und Chauliodidae auf eine gemeinsame Stammform zurückgehen und erst innerhalb dieses Entwicklungszweiges eine Reduktion der Kopfnähte stattfand (Achtelig 1967), wird, soweit nur dieses Merkmal betrachtet wird, hinfällig. Die Untersuchung von *Fibla* zeigt, daß sowohl die Raphidiopteren als auch die Megalopteren auf Ahnen zurückgehen, die vollständig entwickelte Kopfnähte besessen haben

müssen. Die Reduktion derselben innerhalb beider Ordnungen ist als Konvergenz anzusehen.

Die anfangs erwähnte Gliederung des Nackenbandes entlang der Mittellinie, d. h. durch die Coronalnaht, bei den Inocelliidae und Megaloptera in zwei symmetrische Hälften und das Fehlen dieser Gliederung bei den Raphidiidae ist zweifellos strukturell bedingt. Bei Inocelliiden und Megalopteren werden die Ursprungsorte der medialen dorsalen Bündel des Adductor mandibulae durch die Coronalnaht getrennt, zu deren Seiten sie liegen. Bei den Raphidiiden ist offenbar mit der Reduktion der Coronalnaht eine Erhöhung der Festigkeit der Kopfkapsel an dieser Stelle verbunden gewesen. Damit konnten die medialen dorsalen Bündel des Adductor mandibulae an ihren Ursprungsorten eng aneinander rücken, und die Gliederung entlang der Mittellinie der Kopfkapsel entfiel. In diesem Merkmal sind die Raphidiidae gegenüber den Inocelliiden ebenfalls abgeleitet, die hier einen ursprünglicheren Zustand bewahrt haben.

2. Männlicher Genitalapparat

Besonderes Interesse beansprucht der Genitalapparat der Inocelliidae. Er weicht im Bau auffallend von dem der Raphidiidae ab. Seine Strukturen erscheinen gegenüber den Raphidiidae ins Innere verlagert.

Die beiden vorliegenden *Fibla*-Männchen wurden daher für eine eingehendere Untersuchung derselben benutzt. Außerdem wurden zum Vergleich Männchen folgender Vertreter der Raphidiidae herangezogen: *Raphidia maior* Burmeister, *R. notata* Fabricius, *R. phoenicia* Aspöck, *R. ophiopsis* Linné, *R. flavipes* Stein, *Agulla xanthostigma* (Schummel), *Agulla* spec. aus der Verwandtschaft von *A. maculicollis* (Stephens), *A. adnixa* (Hagen).

Die sogenannten verschmolzenen Parameren sitzen bei *Fibla* einem dünnhäutigen, sackförmigen Gebilde auf, das mit dem sogenannten Arcessus in membranöser Verbindung steht. Im Zusammenhang mit diesem Membransack steht auch das sogenannte Hypandrium internum. Dieser gesamte Organkomplex erweckt den Eindruck eines ausstülpbaren, membranösen Schlauches, dessen aufsitzende, sklerotisierte Strukturen bei der Ausstülpung nach außen gelangen. Um dies nachzuweisen, wurde in das abgeschnittene und mazerierte Ende des Abdomen eine feine Pipette eingeführt und das Abdomen um diese herum mit Hilfe eines Haares abgebunden. Durch Druckerhöhung konnte der eingestülpte, membranöse Schlauch mitsamt seinen Anhangsgebilden in erwarteter Weise zur Ausstülpung gebracht werden (Abb. 10 D). Beim lebenden Tier erfolgt die Ausstülpung wahrscheinlich bei der Kopulation durch den Druck der Hämolymphe. Die Lage der Skleritstrukturen des Organsystems in eingestülptem Zustand zeigt Abb. 5 a sowie die Abbildungen bei Aspöck (1966).

Die anschließende Untersuchung war aufschlußreich. Die sogenannten Parameren kommen an das caudale Ende des Sackes zu liegen und nehmen

hier die Ventral- und zum Teil die Caudalseite ein. Die kräftigen Dörnchen, die diese Skleritschale außen trägt, sind jetzt caudad gerichtet. Der sogenannte Arcessus ist ebenfalls ausgestülpt worden. Er besteht aus einer großen, wannenförmigen Basalplatte, die einen kräftigen, hornförmigen, leicht gebogenen und an der Spitze gegabelten Fortsatz trägt. Bei ausgestülptem Sack ist die Höhlung der Wanne der Basalplatte nach außen gerichtet, der dem Frontalrande der Wanne genähert entspringende Hornfortsatz dorsad. Er ist frontad gekrümmt, seine Caudalseite geöffnet. Er besitzt also die Form einer caudad geöffneten Rinne. Zwischen den terminal liegenden sogenannten Parameren und der Basalplatte des Arcessus liegt eine breite membranöse Zone des Sackes, in der, etwa in der Mitte zwischen Parameren und Arcessus, das sogenannte Hypandrium internum entspringt. Bei eingestülptem Sack ragt es frei in die „Körperhöhle". Bei ausgestülptem Sack gelangt es nicht mit auf die Außenseite wie die anderen Strukturen desselben, sondern ragt in das Lumen des Sackes. Da die umgebende Membran äußerst dünn und empfindlich ist, zerreißt sie leicht. So kann eine äußere Lage des Hypandrium internum vorgetäuscht werden.

Die Ansicht, daß der beschriebene Sack nicht ausgestülpt, sondern craniad gestülpt werden kann (Aspöck 1966), ist durch geschilderten Befund widerlegt. Derselbe Autor ist der Meinung, daß es sich bei dem in Frage stehenden Gebilde nicht um einen Endophallus handeln kann, da es nicht mit dem als modifizierter zehnter Sternit gedeuteten Hypandrium internum in Verbindung stehe. Wie oben gezeigt werden konnte, steht jedoch das Hypandrium internum sehr wohl in Verbindung mit dem Sack. Dieser stellt zweifellos einen Endophallus dar. Für die Raphidiidae wurde ein solcher auch schon von Acker (1960) beschrieben. Wie später gezeigt werden kann, ist der Besitz eines Hypandrium internum geradezu als Beweis für das Vorhandensein eines Endophallus anzusehen.

Die bisher übliche Homologisierung der Teile des männlichen Genitalapparats der Inocelliidae und besonders der Gattung *Fibla* Navás erscheint nach der obigen Untersuchung fragwürdig. Die Homologie der terminalen, Dörnchen tragenden Skleritschale mit einem Paramerenpaar ist durch nichts gesichert. Vielmehr handelt es sich hier wohl um ein Haftorgan, das eine Bildung sui generis darstellt und ursprünglich vielleicht paarig war (s. u.). Das sogenannte Hypandrium internum stellt nichts anderes dar als eine dreiblättrige Sehne. An ihr dürfte ein weiter cranial entspringender Retraktormuskel inserieren, der den Endophallussack wieder zurückziehen bzw. einstülpen kann. Die Deutung des Hypandrium internum als modifiziertes Sternum des zehnten Segments (Acker 1960, Aspöck 1966) wird damit hinfällig, soweit es die Raphidioptera betrifft (s. u.). Das als Arcessus bezeichnete Organ drückt in den hier untersuchten Präparaten von *Fibla* bei ausgestülptem Endophallus mit seinem hornförmigen Fortsatz die bislang in der taxionomischen Literatur als Sternum des elften Segments gedeutete,

ebenfalls ein Horn — bei manchen *Inocellia*-Arten sind es deren zwei — tragende Platte dorsad. Letztere ist auf ihrer Unterseite etwas vertieft, so daß das Horn des Arcessus hier eingreifen kann. Die sklerotisierte Außenseite des sogenannten Sternum XI setzt sich noch ein Stück auf die Unterseite fort und bildet so eine caudale Versteifung der Vertiefung. Der Arcessus stellt also offensichtlich ein Spreizorgan dar, das während der Kopulation und ausgestülptem Endophallus das als Verschlußklappe des Endophalluskomplexes bzw. der Genitalkammer dienende sogenannte Sternum XI empordrückt. Die Homologie des Arcessus mit Organen noch ursprünglicher erhaltener Genitalapparate der Raphidioptera wird weiter unten ausführlich diskutiert werden. Die Deutung des Arcessus als Spinasternum (Acker 1960) ist ganz unwahrscheinlich. Sehr fraglich erscheint auch die Homologisierung der Verschlußklappe der Genitalkammer mit dem Sternum XI. Es scheint sich vielmehr um das Sternum des zehnten Segments zu handeln. Diese Deutung wird durch den Befund bei den Raphidiidae erhärtet (s. u.). Seine direkte Verbindung mit dem Arcessus über eine Membran kann als weiterer Beweis für diese Anschauung gewertet werden. Damit erhält der Endophalluskomplex auch die zu fordernde Lage zwischen neuntem und zehntem Segment.

Während die *Raphidia*-Arten noch keinen Endophallus der oben beschriebenen Art und ebenso keine entsprechenden Skleritbildungen zu besitzen scheinen, ergab die Untersuchung von *Agulla xanthostigma* bemerkenswerte Übereinstimmungen im Bau des hier in der Entwicklung angebahnten Endophallus und seiner Sklerite mit den gleichen Strukturen der Inocelliidae, die zweifellos Homologien darstellen. Da der Genitalapparat von *Agulla* bisher nur sehr oberflächlich bekannt war, sind diese Übereinstimmungen übersehen worden. Das Präparat von *Agulla xanthostigma* wurde wie für *Fibla* beschrieben behandelt und der Endophallus so zur Ausstülpung gebracht.

Agulla xanthostigma besitzt einen kräftig entwickelten, membranösen Endophallussack, der terminal in zwei großen, abgerundeten Zipfeln endet (Abb. 10 C). Die zarte Cuticula des Sackes ist fein warzig strukturiert. An den beiden terminalen Zipfeln nehmen diese Wärzchen aber schon die Form kurzer Dörnchen an, sind jedoch noch nicht stärker sklerotisiert. Median liegt in der Dorsalwand, etwas cranial der Endzipfel, die typisch ausgebildete Retraktorsehne, bisher als Hypandrium internum bezeichnet. In ihrer Umgebung fehlt die Wärzchenstruktur der hier sehr dünnen Membran des Sackes. Noch weiter cranial, an der Basis des Endophallus, liegt in dessen Dorsalwand eine kräftig sklerotisierte Platte, die lateral je einen dorsad gerichteten Dornfortsatz trägt. Dieser Sklerit entspricht dem Arcessus der Inocelliidae. Die beiden Hornfortsätze stützen sich gegen eine nur schwach ausgebildete aber deutliche Skleritplatte, die basal in der Ventralmembran des Ectoprocts liegt. An der Basis des Aedoeagus liegt rechts und links ein

langgestreckter Sklerit in der Seitenwand. Dieses Skleritpaar ist an seiner Außenseite dicht mit Dörnchen besetzt. In der Ventralwand des Aedoeagus liegt median ein langgestreckter, basal gegabelter Sklerit. Wenig caudal der Gabelung ist er beidseits in einen spitzen Fortsatz ausgezogen, mit dem er Anschluß an die Gonocoxite gewinnt.

Aus diesem Befund lassen sich folgende Homologien ableiten: Der unpaare, mediane Sklerit in der Ventralwand des Aedoeagus von *Agulla xanthostigma* entspricht zweifellos der Hypovalva der *Raphidia*-Arten, ist dieser gegenüber aber schon stark reduziert. Bei anderen paläarktischen *Agulla*-Arten ist er noch umfangreicher ausgebildet. Für das Skleritpaar basal in den Seitenwänden des Endophallus ergeben sich m. E. zwei Möglichkeiten der Homologisierung. Welche dieser Möglichkeiten verwirklicht ist, wird sich erst durch eine anatomische Untersuchung entscheiden lassen, die die Muskulatur des Genitalapparats berücksichtigt. Man kann es einmal als reduziertes Paramerenpaar ansehen, wie es bisher geschehen ist (Aspöck 1964), bzw. als den abgegliederten, basalen Teil der Parameren. Zum anderen Male kann man es als abgegliederte, basale Steitenflügel der Hypovalva betrachten. Hierfür spricht, daß bei manchen *Raphidia*-Arten, z. B. *R. maior*, die basalen Seitenteile der Hypovalva zwar noch nicht abgegliedert, jedoch schon deutlich abgegrenzt sind und den gleichen Dörnchenbesatz zeigen wie die zur Diskussion stehenden Sklerite von *Agulla xanthostigma*. Gleichartige Dörnchen kommen jedoch auch an den Basen der Parameren mancher *Raphidia*-Arten vor. Die Seitenteile der Hypovalva sind bei manchen *Raphidia*-Arten dorsad eingebogen und nehmen damit die gleiche Lage wie das Skleritpaar von *Agulla xanthostigma* ein. Bis zu einer gesicherten Deutung der Natur dieses Skleritpaars bezeichnet man es am besten als Basalsklerite. Sollte sich diese Deutung der Basalsklerite bewahrheiten, so ergäbe sich eine interessante Erklärung der Natur des sogenannten Arcessus. Er könnte dann nämlich als modifiziertes, median verschmolzenes Paramerenpaar mit gewandelter Funktion betrachtet werden, zumindest aber als die distalen Teile desselben. Diese Deutung hat den Vorteil für sich, daß er nicht als neuerworbene oder zusätzliche Struktur des Genitalapparats erklärt werden muß. Für diese Homologisierung sprechen folgende Gründe: Bei den Raphidiidae wird die Ventralseite des Aedoeagus[1]) von der großen Hypovalva eingenommen, die basal weit auf die Seiten desselben herumgreifen kann. Die z. T. mächtig entwickelten Parameren liegen in der membranösen Dorsal- und Lateralwand des Aedoeagus, ihre stark sklerotisierten Spitzen ragen frei caudad oder sind mehr oder weniger senkrecht gegen die Hypovalva gestellt. Eine Verschmelzung der Parameren kommt

---

[1]) Als Aedoeagus wird hier der gesamte zwischen den Gonocoxiten liegende Organkomplex bezeichnet, der ventral von der Hypovalva geschützt wird und in dessen membranöser Dorsalwand das Paramerenpaar liegt. Zwischen den Parameren mündet der Ductus eiaculatorius, zumindest bei den hier als ursprünglich angesehenen Formen mit geraden Parameren (*R. notata*-Typ).

schon bei *Raphidia*-Arten vor, die die zuletzt erwähnte Paramerenstellung zeigen (s. u.). Der Arcessus von *Agulla xanthostigma* erweckt mit seinen beiden Seitenhörnern durchaus noch den Eindruck einer verschmolzenen, ehemals paarigen Struktur. Diese ehemalige Paarigkeit tritt bei *Fibla* und *Inocellia crassicornis* noch in der Gabelung der Spitze des sonst unpaaren medianen Horns des Arcessus in Erscheinung. Der Arcessus liegt, wie die Parameren der *Raphidia*-Arten, in der Dorsalwand des Aedoeagus, bzw. des Endophallus. Als Beweis für diese Deutung des Arcessus kann es gewertet werden, daß m. W. bei keiner Art, die einen Arcessus besitzt, auch gleichzeitig eindeutige Parameren auftreten und umgekehrt keine Art mit gut entwickelten Parameren einen Arcessus aufweist.

Die andere hier untersuchte *Agulla*-Art aus der Verwandtschaft der *A. maculicollis* (Stephens) weicht im männlichen Genitalapparat von *A. xanthostigma* erheblich ab. Gonocoxite und Hypovalva sind miteinander verwachsen, so daß ventral eine geschlossene Wandung entsteht. In dieser liegt median ein Paar langgestreckter Sklerite in der Region der Hypovalva. In Fortsetzung derselben findet sich caudal ein Paar kräftiger, terminal stark sklerotisierter Haken, das wohl die caudad ganz ans Ende der Hypovalva verlagerten Parameren darstellt. Die Styli der Gonocoxite bestehen aus zwei übereinander liegenden, voneinander unabhängigen, stark sklerotisierten Haken, welche beide gelenkig inserieren. Arcessus und Retraktorsehne (Hypandrium internum) fehlen, ebenso das Sternum X. Sollte das terminal im Bereich der Hypovalva liegende Hakenpaar tatsächlich die Parameren darstellen, wäre das Fehlen des Arcessus nicht verwunderlich.

Dieser Typ des männlichen Genitalapparats weicht von dem von *A. xanthostigma* so weit ab, daß hier ein ganz anderer Entwicklungszweig vorliegen dürfte. Es wird somit wahrscheinlich, daß die paläarktischen Vertreter der Gattung *Agulla* verschiedenen Entwicklungsrichtungen angehören. Sie bilden keine phylogenetische Einheit. Eine Revision des gesamten Artenbestandes ist aber notwendig, um eine modernen Anschauungen genügende, phylogenetisch begründete Aufspaltung der Gattung durchzuführen. Von besonderer Bedeutung für die Ableitung des Arcessus aus den Parameren scheinen m. E. die Arten der *Raphidia ophiopsis*-Gruppe (im Sinne von Aspöck 1965) und verwandte Formen zu sein (Abb. 10 B). Bei den hierher gehörenden Arten besteht einmal eine Tendenz zur Verschmelzung des Paramerenpaars. Zum anderen Male sind die Parameren von dem schmalen terminalen Teil des Aedoeagus, der ventral von der fast völlig reduzierten Hypovalva kaum noch geschützt wird, dorsad in den breiten basalen Teil weggerückt und können annähernd senkrecht zu ersterem gestellt werden. Geht nun die basale Verbindung der Parameren verloren, so nehmen ihre miteinander verschmolzenen, terminalen Teile genau die Lage des Arcessus von *Agulla xanthostigma* und *Fibla* ein. Erhalten gebliebene Teile der Basen der Parameren könnten

dann die Basalsklerite des Aedoeagus von *Agulla xanthostigma* darstellen. Die auffällige Ausstattung der Parameren der *R. ophiopsis*-Gruppe mit Hornfortsätzen, sie tritt auch bei verwandten Formen auf, dient offenbar schon dazu, die darüber liegenden Teile des Abdomen wegzudrücken. Auch hier liegt über ihnen ein umfangreiches, wenn auch schwach sklerotisiertes Sternum X. Infolge des fast vollständigen Verlusts der Hypovalva ist ein schmaler, membranöser Aedoeagus ausgebildet, der dem einstülpbaren, distalen Teil des Endophallus von *A. xanthostigma* und der Inocelliidae homolog ist. Sein abgerundetes, etwas verdicktes Ende ist schwach sklerotisiert und fein bedornt. Es zeigt damit eine ähnliche Struktur wie die Skleritschale von *Fibla* oder die Endzipfel des Endophallus von *A. xanthostigma.*

Noch schöner illustriert die Ausbildung der Parameren bei *R. flavipes* den Übergang von langgestreckten Parameren ursprünglicher im Genitalapparat gebauter *Raphidia*-Arten zur Arcessusbildung bei *A. xanthostigma* und den Inocelliidae. Die Hypovalva ist bei *R. flavipes* schon bis auf einen schmalen Mittelsteg reduziert, in Anbahnung einer Endophallusbildung, wie dies auch bei *R. ophiopsis und A. xanthostigma* der Fall ist. Die außerordentlich großen Parameren (Abb. 9 a, b, c) sind, wie bei den Arten der *R. ophiopsis*-Gruppe, annähernd senkrecht zur Hypovalva gestellt. Median sind sie miteinander verschmolzen. Da sie sehr breit und gewölbt sind, bilden sie gemeinsam eine große Skleritwanne, die die Genitalregion dorsocaudal abschließt. Die Parameren tragen einige, z. T. sehr große Dornfortsätze, die offenbar auch hier dazu dienen, dorsal und cranial liegende Teile wegzudrücken. Von besonderem Interesse ist das dicht zusammengerückte mediane Dornenpaar. Es erinnert sehr an den Dornfortsatz des Arcessus der Inocelliidae, der zweifellos durch die Verschmelzung ähnlicher Fortsätze entstanden ist. Dorsocranial der Parameren liegt bei *R. flavipes* eine isolierte, gut ausgebildete Skleritplatte, das Sternum X.

Die Zweizipfeligkeit des Endophallus von *Agulla xanthostigma* scheint sich unter den Inocelliiden bei der Gattung *Inocellia* wiederzufinden. Von Interesse ist hier die schwache Dörnchenbewehrung der terminalen Zipfel des Endophallus dieser Art. Sie erinnert an die ähnliche aber stärkere Bewehrung der terminalen Skleritschale des Endophallus der *Fibla*-Arten. Es ist anzunehmen, daß letztere eine sekundäre Skleritbildung an dieser Stelle darstellt. Es mag hier bemerkt werden, daß bei Planipenniern funktionell wohl gleichartige Endophallusstrukturen auftreten, die als Konvergenzen oder Parallelentwicklungen zu verstehen sind. Principi (1949) bildet sie von *Chrysopa septempunctata* Wesmael ab. Tjeder (1956) stellt von der Myiodactylide *Osmylops pallidus* Banks ein als Arcessus bezeichnetes Organ dar, das m. E. ebenfalls hierhin zu stellen ist.

Die Retraktorsehne an der Dorsalwand des Endophallus von *Agulla xanthostigma* ist der gleichen Bildung bei den Inocelliidae homolog. Der

schwach sklerotisierte Sklerit basal in der Ventralwand des Ectoprocts von *Agulla xanthostigma* ist zweifellos dem Sternum X (Sternum XI der Autoren) der Inocelliidae homolog, nimmt aber noch eine ursprünglichere Lage ein und ist noch nicht funktionell modifiziert zu einer Verschlußklappe der Genitalkammer. Es muß allerdings die Frage gestellt werden, ob es sich sowohl bei *Agulla xanthostigma* als auch bei den Inocelliidae um das ursprüngliche Sternum X handelt oder um eine funktionell bedingte Neubildung eines Sklerits an gleicher Stelle, der wohl als Widerlager für die Fortsätze des Arcessus zu dienen hat. Für die Ursprünglichkeit spricht das Vorhandensein einer schmalen Skleritspange zwischen den Medialseiten der Basen der Styli in der Caudalwand der Genitalregion von *R. notata.* Sie ist bei den mir vorliegenden süddeutschen Tieren wenig deutlich ausgebildet. Tjeder (1956) bezeichnet sie als Gonarcus. Ihre Lage spricht dafür, daß es sich um das Sternum X handelt. Auch entspricht an ihr ein Sehnenpaar, wie dies am Sternum X der *Fibla*-Arten der Fall ist. Aspöck (1966) gibt das Vorkommen einer sicher homologen Struktur, noch als Sternum XI bezeichnet, von zwei weiteren *Raphidia*-Arten an. In einem Falle ist es hier paarig ausgebildet. Wie erwähnt, tritt es auch bei *R. ophiopsis* auf.

Von Interesse ist der Vergleich der bei *Agulla xanthostigma* und *Fibla* aufgefundenen Verhältnisse im Bau des männlichen Genitalapparats mit denen der nearktischen *Inocellia longicornis* Albarda. Der männliche Genitalapparat dieser Art wurde, leider in stark schematisierter Weise, von Acker (1960) dargestellt. Diese Art scheint innerhalb der Inocelliidae noch recht ursprüngliche Züge gewahrt zu haben. So sind offenbar noch kleine, sklerotisierte Styli terminal an den Gonocoxiten vorhanden. Ebenso ist ein Paar kleiner Skleritplatten ausgebildet, von Acker als Parameren bezeichnet, das den bei *Agulla xanthostigma* vorhandenen Basalskleriten entsprechen dürfte. Caudal dieser Sklerite bildet Acker zwei nicht näher bezeichnete, Dörnchen tragende Strukturen ab, die man für Homologa der bedornten terminalen Skleritschale des Endophallus von *Fibla,* bzw. der bedornten terminalen Zipfel desselben von *Agulla xanthostigma* halten kann. Ihre Paarigkeit könnte dafür sprechen, daß der zweizipfelige Endophallussack von *Agulla xanthostigma* ursprünglich ist. Auch bei den paläarktischen *Inocellia*-Arten sind solche beborsteten, paarigen Strukturen an gleicher Stelle vorhanden (Abb. bei Aspöck 1966). Wie die Abbildung von Acker zeigt, ragt der Arcessus bei *Inocellia longicornis* noch caudad mit seinen Spitzen frei heraus. Diese Spitzen dürften dem Hornfortsatz der *Fibla*-Arten entsprechen. Offenbar nimmt der Arcessus bei *Inocellia longicornis* noch eine ähnliche Stellung ein, wie die Parameren der *R. ophiopsis*-Gruppe. Daraus läßt sich schließen, daß hier die Ausbildung des Endophallus noch nicht so weit fortgeschritten ist wie bei den paläarktischen Inocelliidae. Genauere Aussagen über den männlichen Genitalapparat der nearktischen Inocelliidae wird erst eine neue, spezielle Untersuchung

zulassen, für die zur Zeit das Material fehlt. Sie wäre zweifellos von großem Wert für die Kenntnis der Phylogenie der Inocelliidae.

Die nearktische *Agulla adnixa* (Hagen) weicht im Bau des männlichen Genitalapparats von den paläarktischen Arten, die auf Grund der gleichartig verlaufenden Media anterior im Hinterflügel in dieselbe Gattung gestellt werden, erheblich ab. Mit Ausnahme der wenigen Arten des Subgenus *Alena* Navas scheint die Mehrzahl der nearktischen Raphidiidae in die Verwandschaft von *Agulla adnixa* zu gehören (Abb. bei Carpenter 1936). Sie dürften eine gut abgegrenzte Gattung bilden, die mit den paläarktischen *Agulla*-Arten wenig gemein hat (s. u.). Die *Alena*-Arten weichen im Bau des männlichen Genitalapparats so stark von *Agulla* ab, daß das bisherige Subgenus *Alena* (im Sinne Carpenters) wahrscheinlich Gattungsrang erhalten muß.

Am männlichen Genitalapparat von *Agulla adnixa* interessiert im Rahmen dieser Untersuchung, daß ein Arcessus und das Sternum X fehlen. Die Retraktorsehne des Endophallus ist ungewöhnlich groß, sehr viel größer als bei allen mir vorliegenden paläarktischen Raphidiopteren. Ihr Auftreten bei gleichzeitigem Fehlen eines Arcessus ist bemerkenswert und bedarf weiterer Untersuchungen. Der Endophallus ist einzipfelig, terminal zugespitzt. Die auf der Ventralseite des Aedoeagus liegenden Parameren weichen von denen der paläarktischen Raphidiidae in Form und Lage stark ab, sind jedoch bei den meisten hierhin gehörenden nearktischen Arten recht gleichartig gebaut. Ein Teil der nearktischen Arten (z. B. *A. directa* Carpenter, *A. flexa* Carpenter) weicht aber so stark im Bau der männlichen Genitalorgane, besonders auch im Bau der Parameren ab, daß ihre Stellung überprüft werden müßte. Es ist m. E. überhaupt noch nicht bewiesen, ob es sich bei den Parameren der nearktischen *Agulla*-Arten um Organe handelt, die den Parameren der paläarktischen Raphidiidae homolog sind. Dafür könnte das Fehlen des Arcessus sprechen. Eine Hypovalva fehlt. Es treten nur zwei schmale Skleritspangen von den Gonocoxiten auf die Ventralwand des Aedoeagus über, die sonst weitgehend von den Ventromedialteilen der Gonocoxite verdeckt wird. Bei *Alena* (Abb. bei Acker 1960) liegt in der Ventralwand des Aedoeagus ein Paar Skleritspangen, das als Paramerenpaar bezeichnet wird. Seine Homologie mit den sog. Parameren der nearktischen *Agulla*-Arten scheint mir unsicher zu sein und müßte in einer speziellen Untersuchung geklärt werden, die auch die inneren Strukturen des Genitalapparats berücksichtigt.

Aus den geschilderten Untersuchungsergebnissen lassen sich folgende Schlüsse ziehen: Die Vertreter der Gattung *Raphidia* scheinen den ursprünglichsten männlichen Genitalapparat innerhalb der Raphidiopteren zu besitzen. Es sind gut entwickelte Styli an den Gonocoxiten vorhanden. Die Gonocoxite weisen allerdings eine bei den Raphidiidae überhaupt vorhandene Tendenz zur Verschmelzung mit dem aus Tergum und Sternum

des neunten Segments gebildeten Skleritring auf, sicher eine sekundäre Erscheinung. Bei den Inocelliidae sind die Gonocoxite in ursprünglicher Form erhalten, doch sind die Styli, mit Ausnahme vielleicht der nearktischen Arten, modifiziert. Ursprünglicher ist auch die Ausbildung des Tergum und Sternum des neunten Segments bei den Inocelliidae, das hier noch die Nahtstelle zwischen beiden zeigt. Die nearktischen Arten sind auch hier noch primitiver gebaut, da Tergum und Sternum des neunten Segments noch deutlich durch eine breitere membranöse Zone getrennt sind (Abb. bei Acker 1960). Das Sternum IX ist hier auch noch wesentlich breiter als bei den paläarktischen Arten der Familie, sicher ebenfalls ein primitiver Zustand. Die Ventralseite des Aedoeagus der *Raphidia*-Arten, der noch nicht eingestülpt, sondern höchstens etwas hochgeklappt werden kann, wird durch eine große Skleritplatte, die Hypovalva, eingenommen. Sie übernimmt den ventrocaudalen Abschluß der Genitalorgane. Die basalen, lateralen Teile der Hypovalva können eine Tendenz zur Reduktion aufweisen. In der dorsalen, bzw. dorsolateralen Wand des Aedoeagus der *Raphidia*-Arten entspringt basal ein oft mächtig entwickeltes Paramerenpaar. Es fehlt nur selten. Öfters ist es terminal verschmolzen. Weitere Skleritbildungen des Aedoeagus fehlen. Dorsal der Basis des Aedoeagus liegt ursprünglich das Sternum X als einfache Skleritplatte. Die Arten der *R. ophiopsis*-Gruppe und verwandte Formen zeigen den Beginn einer Entwicklung, die zur Endophallusbildung bei *Agulla xanthostigma* und den Inocelliiden führte. Bei *Agulla xanthostigma* zeigt die Hypovalva eine fortgeschrittene Reduktion, wie es ähnlich schon bei *R. flavipes* der Fall ist. Ihre lateralen Teile sind basal als isoliertes Skleritpaar abgegliedert, bzw. ist hier ein basaler Teil der Parameren erhalten geblieben. Der Boden des Aedoeagus ist schon weitgehend membranös ausgebildet und wird lateral von den großen Gonocoxiten schützend umgebend, die noch gut entwickelte, sklerotisierte Styli besitzen. Terminal ist er, vielleicht ursprünglich, zweizipfelig und zeigt hier Ansätze einer Bedornung aber noch keine Skleritbildung. Die Parameren sind miteinander verschmolzen, modifiziert und haben einen Funktionswandel erfahren. Es kam so zur Ausbildung eines typischen Arcessus. Es ist eine Retraktorsehne (Hypandrium internum)[1]) ausgebildet. Über den hier inserierenden Muskel lassen sich nur Vermutungen anstellen. Die Arbeit von Stitz (1909) ist leider sehr

[1]) Das sog. Hypandrium internum der Planipennia scheint zumindest nicht immer mit dem gleichnamigen Organ der Raphidioptera identisch zu sein. Leider reichten Zeit und vorhandenes Material nur zu einer Untersuchung dieses Organs bei *Osmylus fulvicephalus* Scopoli aus. Das Hypandrium internum zeigt hier ganz andere Lagebeziehungen als bei den Raphidioptera. Es liegt subterminal auf der Ventralseite des Endophallus. Zudem sind seine drei kielartigen Flügel im Gegensatz zu den Raphidioptera nach außen gerichtet. Es dürfte nur eine oberflächliche Ähnlichkeit der Gestalt zwischen den gleichnamigen Organen beider Ordnungen vorliegen. Der Lage nach ist bei *Osmylus* die Deutung des Hypandrium internum als Sternum X viel einleuchtender. Doch sind zur Klärung dieser Frage umfangreichere Untersuchungen, die die Muskulatur einschließen, notwendig.

summarisch und behandelt nicht das Homologieproblem. Die Muskulatur wird nur nebenbei erwähnt. Sonst gibt es leider nur sehr wenige anatomische Untersuchungen über den Genitalapparat der Insekten, keine davon befaßt sich mit den Neuropteren. Erst eine vergleichende anatomische Untersuchung kann hier Klarheit schaffen. Sie wird erst durchgeführt werden können, wenn genügend fixiertes Material zur Verfügung steht. Das Sternum X (Sternum XI der Autoren) ist bei *Agulla* schwach ausgebildet vorhanden. Insgesamt betrachtet nimmt *Agulla xanthostigma* eine vermittelnde Stellung zwischen der Gattung *Raphidia* und den Inocelliidae im Bau des männlichen Genitalapparates ein und zeigt eine fortgeschrittene Endophallusbildung, die bei den Arten der *R. ophiopsis*-Gruppe und *R. flavipes* angebahnt ist. Bei den Inocelliidae ist das neunte Segment noch ursprünglicher erhalten, ebenfalls die Gonocoxite. Die Styli sind modifiziert. Die Ausbildung eines Endophallus ist endgültig vollzogen. Die Hypovalva ist völlig reduziert worden. Auch ihre basalen, lateralen Reste, bzw. die der Parameren gehen innerhalb der Familie verloren. Die Para-

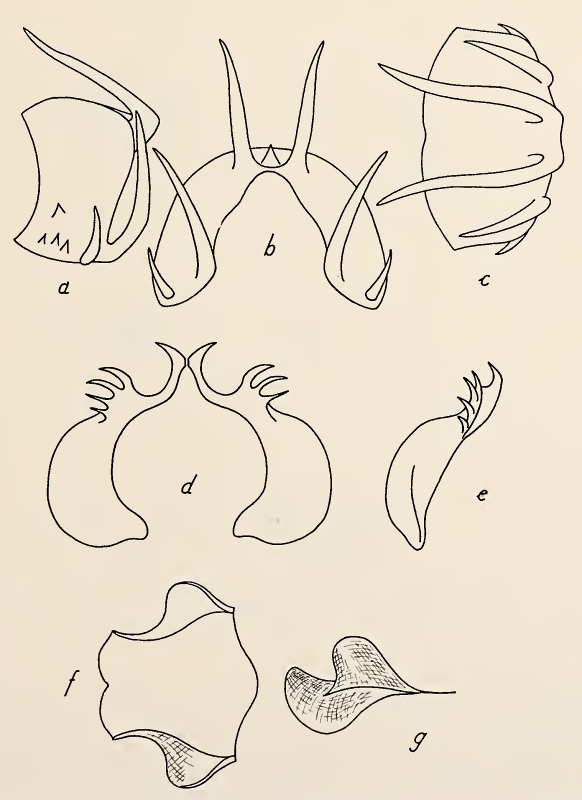


Abb. 9. Parameren von *R. flavipes:* a) lateral, b) caudal, c) dorsal; *R. ophiopsis:* d) caudal, e) lateral; Arcessus von *A. xanthostigma:* f) dorsal, g) lateral.

meren sind noch stärker modifiziert worden und dienen bei ausgestülptem Endophallus als Heber des Sternum X. Letzteres hat einen Funktionswandel erfahren, indem es sich cranial abgefaltet hat und so als Verschlußklappe der Genitalkammer dienen kann. In gewisser Weise übernimmt es damit die Schutzfunktion der verlorengegangenen Hypovalva. Die eigentlichen Kopulationsorgane sind also bei den Inocelliidae ins Innere verlagert worden und werden außer vom Sternum X von den Gonocoxiten schützend verborgen.

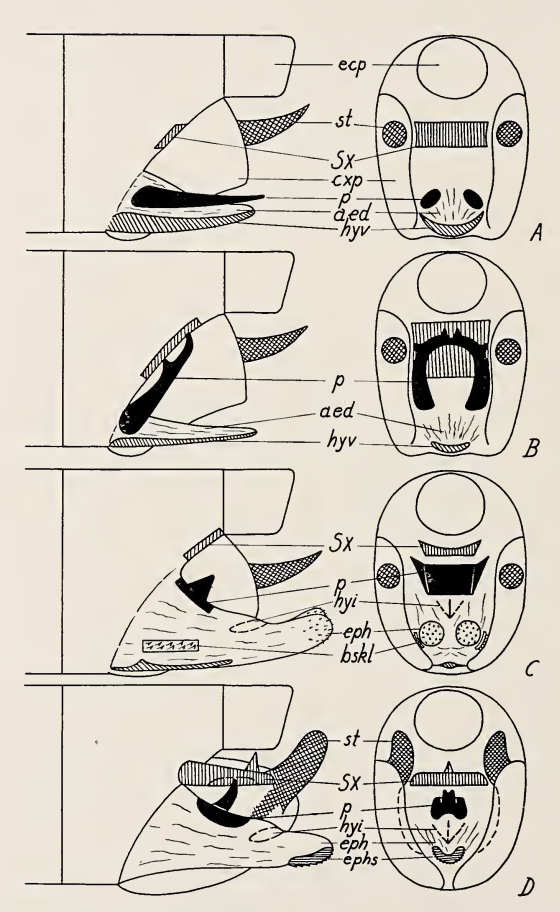


Abb. 10. Schematische Seiten- und Caudalansichten des männlichen Genitalapparats, die die Entwicklung des Endophallus aus dem ursprünglichen, äußeren Genitalapparat der Raphidiidae zeigen. In den Seitenansichten ist der linke Gonocoxit entfernt, um die dahinter liegenden Teile darzustellen. In den Fig. C, D ist der Endophallus, in Fig. D sind auch die Stylussäcke ausgestülpt. Die Teile des Genitalapparats sind in dieser Abbildung entsprechend der in dieser Arbeit durchgeführten Homologisierung bezeichnet. A) *R. notata*-Typ, B) *R. ophiopsis*-Typ, C) *A. xanthostigma*-Typ, D) Inocelliiden(*Fibla*)-Typ.

In der Abb. 10 sind die verschiedenen Ausbildungsstufen des männlichen Genitalapparats der Raphidioptera, die hier beschrieben wurden, schematisch dar- und nebeneinander gestellt worden. Bei der Betrachtung dieser Reihe muß man aber im Auge behalten, daß es sich nicht um eine phylogenetische Reihe zu handeln braucht.

Auf Grund der Untersuchung der äußeren Morphologie von Kopf, Prothorax und männlichen Genitalapparat der Raphidioptera kann ausgesagt werden, daß die Inocelliidae im Bau des Kopfes und Prothorax ursprünglicher sind als die Raphidiidae. Im Bau des männlichen Genitalapparats sind sie stärker abgeleitet als jene. Die Raphidiidae zeigen sich im Bau des männlichen Genitalapparats primitiver als die Inocelliidae. *Agulla xanthostigma* besitzt den gleichen Bau des Kopfes und Prothorax wie *Raphidia,* nimmt aber in der Ausbildung des männlichen Genitalapparats eine vermittelnde Stellung ein. Es kann auf Grund der Ausbildung des letzteren angenommen werden, daß die paläarktischen Vertreter der Gattung *Agulla* teilweise, zumindest aber *Agulla xanthostigma*, den Inocelliidae näher stehen als die Vertreter der Gattung *Raphidia*, die sich mit den Arten der *R. ophiopsis*-Gruppe und ähnlichen Formen aber dem Zustand von *Agulla xanthostigma* schon nähern. Es kann aber noch nicht ausgesagt werden, ob es sich hier um parallele Entwicklungen innerhalb beider Familien der Raphidioptera handelt oder ob phylogenetisch begründete Verwandschaftsverhältnisse vorliegen. Um die phylogenetischen Zusammenhänge der rezenten Gruppen der Raphidioptera aufzuklären, müßte ein viel umfangreicheres Material herangezogen werden, als dies hier möglich war. Besonders müßten auch die nearktischen und die noch fast unbearbeiteten ostasiatischen Arten berücksichtigt werden. Letztere könnten vielleicht noch Beziehungen zu den nearktischen Formen aufweisen.

3. *Wert der Media anterior als taxionomisches Merkmal*

Die Ausbildung des Flügelgeäders ist für die derzeitige Abgrenzung der Gattungen innerhalb der beiden rezenten Familien der Raphidioptera von Bedeutung. Sowohl die Raphidiidae als auch die Inocelliidae werden in jeweils zwei Gattungen geteilt, die sich auf Grund desselben Merkmalpaares, nämlich des Verlaufs der Media anterior im Hinterflügel, unterscheiden. Bei den Vertretern der Gattungen *Fibla* (Inocelliidae) und *Raphidia* (Raphidiidae) ist die Media anterior als Längsader ausgebildet, bei denen der Gattungen *Inocellia* (Inocelliidae) und *Agulla* (Raphidiidae) als Querader. Es erscheint notwendig, den Wert dieses Merkmalpaares zu diskutieren.

Die Ausbildung der Media anterior als Längsader ist als ursprüngliches Merkmal anzusehen, die Ausbildung als Querader als abgeleitetes Verhalten. Die Ursprünglichkeit der als Längsader ausgebildeten Media anterior wurde schon von früheren Autoren (Carpenter 1936, Martynov 1928) betont, so daß hier nicht näher darauf eingegangen werden muß.

Über den taxionomischen Wert dieses Merkmals ist folgendes festzustellen: Ein Primitivmerkmal ist grundsätzlich der Ahnform einer Verwandtschaftsgruppe zuzusprechen, in der es auftritt. Es kann bei einzelnen Vertretern der Entwicklungsrichtungen erhalten bleiben, in die sich im Verlauf der Phylogenese diese Ahnform aufgespalten hat. Die dieses Merkmal noch aufweisenden Arten sind, wenn sie verschiedenen Entwicklungsrichtungen angehören, nicht näher miteinander verwandt. Ihre Zusammenfassung in einer systematischen Einheit wäre fehlerhaft und würde zu einem künstlichen System führen, das die phylogenetischen Zusammenhänge mißachtet. Daraus ergibt sich, daß die als Längsader ausgebildete Media anterior, als Merkmal für sich allein betrachtet, taxionomisch wertlos ist.

Das Auftreten der Media anterior in Form einer Querader als abgeleitetes Merkmal scheint innerhalb der Raphidioptera einer verbreiteten Tendenz zu entsprechen. Es ist wohl mehrfach parallel aufgetreten. Es ist nicht als Spezialhomologie aufzufassen, sondern als Reduktionserscheinung. Für sich allein betrachtet ist damit dieses Merkmal gleichfalls als taxionomisch wertlos anzusehen.

Zu welchen Resultaten die ausschließliche Berücksichtigung eines solchen Merkmals führt, zeigt die offensichtlich unbegründete Zusammenfassung der nearktischen und paläarktischen Raphidiidae, die eine als Querader ausgebildete Media anterior im Hinterflügel aufweisen, in der Gattung *Agulla* Navás. Schon die Zusammenfassung sowohl der nearktischen als auch der paläarktischen Arten mit diesem Geädermerkmal in jeweils einer Gattung ist offenbar nicht gerechtfertigt, sondern faßt verschiedene Entwicklungszweige zusammen. Das gleichartige Auftreten dieses Merkmalpaares in beiden Familien der Raphidioptera hätte schon eine Warnung sein sollen.

Um nachzuweisen, ob die durch dieses Merkmalpaar abgegrenzten Gattungen tatsächlich miteinander näher verwandte, dem gleichen Entwicklungszweig angehörende Arten zusammenfassen, müssen andere Merkmale herangezogen werden. Hierfür bieten sich die männlichen Genitalorgane an. Die Kompliziertheit der hier vorliegenden Strukturen verringert die Wahrscheinlichkeit, daß es sich bei den an ihnen auftretenden Abwandlungen des Bauplans um Konvergenzen handelt. Gleichzeitig erhöht sich die Wahrscheinlichkeit, daß miteinander verwandte, der gleichen Entwicklungsrichtung angehörende Arten durch gleichartige Spezialisierungen im Bau des männlichen Genitalapparats zusammengefaßt werden.

Der taxionomische Wert der hier diskutierten Geädermerkmale wird schon von Aspöck (1966) für die Inocelliidae in Frage gestellt. Nach der Untersuchung des männlichen Genitalapparats einer Reihe von paläarktischen Vertretern beider Gattungen der Inocelliidae konnte dieser Autor

feststellen, daß zwischen dem einzigen ihm bekannten Vertreter der Gattung *Fibla* und einem Teil der *Inocellia*-Arten größere Gemeinsamkeiten bestehen. Dagegen weicht ein Teil der paläarktischen *Inocellia*-Arten, der eine eigene Gruppe bildet, stärker ab. Die Gemeinsamkeiten bestehen im Bau des Sternum X, des sog. Arcessus, der modifizierten Styli der Gonocoxite. Das oben als Charakteristikum der Inocelliiden angeführte, paarige terminale Borsten-, bzw. Dörnchenfeld des Endophallus ist aber bei allen bekannten *Fibla*-Arten als unpaare, bedornte Skleritschale entwickelt. Die Gattung *Fibla* erscheint auf Grund dieser Spezialhomologie gut abgegrenzt und begründet. Sie unterscheidet sich in diesem Merkmal grundsätzlich von den sonst im Bau des männlichen Genitalapparats weitgehend übereinstimmenden *Inocellia*-Arten *I. crassicornis* (Schummel) und *I. iaponica* Okamoto.

Die gründliche anatomische Untersuchung von Kopf und Prothorax eines primitiven Vertreters der Raphidioptera, also einer Inocelliide, dürfte zur Kenntnis des Verwandtschaftsverhältnisses zwischen Raphidiopteren und Megalopteren wesentlich beitragen. Bisher fehlte leider für eine solche Arbeit das Material. Jedoch soll hier darauf hingewiesen werden, daß mit der, allerdings sehr seltenen, *Inocellia crassicornis* (Schummel) auch in Deutschland ein Vertreter der Inocelliidae vorkommt, auf den geachtet werden sollte. Für die Klärung der Verwandtschaftsverhältnisse innerhalb der Ordnung Raphidioptera ist ein eingehendes Studium des männlichen Genitalapparats notwendig, das den gesamten Artenbestand einschließt. Eine vergleichend-anatomische Bearbeitung des Genitalapparats der Raphidioptera und Planipennier läßt Aufschlüsse über die verwandschaftlichen Beziehungen zwischen beiden Ordnungen erwarten.

D. Zusammenfassung

1. Es werden zwei neue Arten der Inocelliiden-Gattung *Fibla* Navás aus Südeuropa beschrieben.
2. Die äußere Morphologie von Kopf und Prothorax der Inocelliidae und Raphidiidae werden verglichen. Die Inocelliidae erweisen sich im Bau von Kopf und Prothorax als die ursprünglichere Familie.
3. Der im Bau erheblich von dem der Raphidiidae abweichende männliche Genitalapparat der Inocelliidae wird mit dem ursprünglicher gebauten der Raphidiidae verglichen. Die Inocelliidae besitzen einen Endophallus. Schon innerhalb der Raphidiidae ist eine Tendenz zur Endophallusbildung festzustellen. Die bisherige Homologisierung der Teile des Genitalapparats der Inocelliidae erweist sich als fehlerhaft. Es werden folgende Änderungen notwendig:
   a) Die terminale Skleritschale des Endophallus von *Fibla*, bzw. die beborsteten terminalen Endophalluszipfel der Gattung *Inocellia* und von *Agulla xanthostigma*, bisher als verschmolzene Parameren gedeutet, erweisen sich als Strukturen eigener Art, die sich bei den Planipennia wiederfinden.
   b) Das Hypandrium internum, bisher als modifiziertes Sternum X betrachtet, ist die Sehne des Retraktormuskels des Endophallus. Das Hypandrium inter-

num der Planipennier scheint dem gleichnamigen Organ der Raphidioptera nicht homolog zu sein.

c) Der sog. Arcessus, bisher als Spinasternum gedeutet, wird auf das verschmolzene, im Zusammenhang mit der Endophallusbildung modifizierte und funktionell geänderte Paramerenpaar zurückgeführt.

d) Die bisher mit dem Sternum XI identifizierte Skleritplatte erweist sich als das Sternum X. Damit erhält der Endophallus die zu fordernde Lage zwischen neuntem und zehntem Segment.

5. Die Ausbildung der Media anterior im Hinterflügel, bisher das Hauptmerkmal zur Gliederung der beiden Familien der Raphidioptera in Gattungen, erweist sich, vom phylogenetischen Standpunkt aus betrachtet, als taxonomisch wertlos.

6. Die nearktischen und paläarktischen Vertreter der Gattung *Agulla* gehören verschiedenen Entwicklungsrichtungen an. Die nearktischen und paläarktischen Arten bilden auch untereinander keine homogenen Gruppen. Die Aufteilung in verschiedene Genera erscheint notwendig, liegt aber nicht innerhalb des Rahmens und der Möglichkeiten dieser Arbeit.

E. Summary

1. Two new species of *Fiblia Navás* (Inocelliidae) from southern Europe are described.

2. The external morphology of the head and prothorax of the Inocelliidae and Raphidiidae are compared.

3. The posterior part of the big cervical plate of the Raphidiidae is shown to be a fusion of the basisternum and medial offsprings of the proepisterna.

4. The aberrant male genitalia of Inocelliidae are compared with the more primitive ones of the Raphidiidae. A typical endophallus is found in all Inocelliidae. It is shown that the terminology presently used by taxonomists and morphologists for the structures of the male genitalia of the Inocelliidae is incorrect. These structures are homologized now the following way:

   a) The fused parameres of *Fibla* and the homologous paired setiferous terminal endophallic lobes of *Inocellia* are shown to be structures of their own, comparable only with the bilobed terminal part of the endophallus of the european *Agulla xanthostigma* and similar structures of the Planipennia.

   b) The hypandrium internum, said to be the modified sternum X, is shown to be the apodeme of the retractor muscle of the endophallus. The presence of this apodeme is characteristic of the endophallus.

   c) The arcessus, said to be a spinasternum, is shown to consist of the fused and modified pair of parameres, changed in form and function as a consequence of the development of an endophallus.

   d) The sclerite plate, thought of as the sternum XI, is the true sternum X. Thus the endophallus gets its ordinary position between segments 9 and 10.

5. Development of the media anterior in the hind wings as a longitudinal or transverse vein respectively, has been used as a prime character for separating the genera in both families of Raphidioptera. Here it is shown to be a character of no taxonomic value if seen from a phylogenetic point of view.

6. The nearctic and palearctic species of *Agulla* are shown to belong to different phylogenetic lines. The nearctic and palearctic species are also not homogeneous groups, respectively.

F. Erklärung der Abkürzungen

a .... Occipitalausschnitt
acv ...... Antecervicale
aed ...... Aedoeagus
arc ...... Arcessus
as .... Antennalnaht
bpl ...... Basalplatte des Arcessus
Bs .... Basisternum
bskl ..... Basalsklerit
cs .... Coronalnaht
cx .... Coxa
cxp ...... Gonocoxit
dcv ...... Dorsocervicale
ecp ...... Ectoproct
eph ...... Endophallus
ephs ..... terminale Skleritschale des Endophallus
Epm ..... Proepimeron
Eps ...... Proepisternum
fs .... Frontalnaht
Gu ...... Gula
hyi ...... Hypandrium internum
hyv ...... Hypovalva
NB ...... Nackenband
o .... Occiput
ocs ...... Occipitalnaht
p .... Parameren
pcv ...... Postcervicale
pla ...... Pleuralapophyse
pos ...... Postoccipitalnaht
prcxb .... Praecoxalbrücke
PT .... Pronotum
pt .... hintere Tentorialgruben
S .... Sternum
st .... Stylus
T .... Tergum
Tor ...... Torulus

G. Literatur

Achtelig, M. (1967): Über die Anatomie des Kopfes von Raphidia flavipes Stein und die Verwandtschaftsbeziehungen der Raphidiidae zu den Megaloptera. Zool. Jb. Anat. 84: 249—312.

Acker, Th. S. (1958): The comparative morphology of Stenorrhachus walkeri (Mac Lachlan) and of Nemopterella sp. (Neuroptera: Nemopteridae). Microentomology 23 (3): 106—130.

— (1960): The comparative morphology of the male terminalia of Neuroptera (Insecta). Microentomology 24 (2): 25—83.

Albarda, H. (1891): Revision des Raphidides. Tijdschr. v. Ent. 34: 65—184, Taf. 1—11.

Aspöck, H. und U. (1964): Synopsis der Systematik, Ökologie und Biogeographie der Neuropteren Mitteleuropas im Spiegel der Neuropteren-Fauna von Linz und Oberösterreich, sowie Bestimmungstabellen für die mitteleuropäischen Neuropteren. Naturkundl. Jb. Stadt Linz: 127—282.

— (1965): Zur Kenntnis der Raphidiiden von Südosteuropa und Kleinasien (Mit kritischen Bemerkungen zur Klassifikation der Familie). Ann. Naturhist. Mus. Wien 68: 309—364.

— (1966): Zur Kenntnis der Raphidiodea-Familie Inocelliidae (Insecta, Neuroptera). Ann. Naturhist. Mus. Wien 69: 105—131.

Carpenter, F. M. (1936): Revision of the nearctic Raphidiodea (recent and fossil). Proc. American Acad. Sc. 71 (2): 89—157, Taf. 1—2.

Ferris, G. F. und Ph. Pennebaker (1939): The morphology of *Agulla adnixa* (Hagen) (Neuroptera: Raphidiidae). Microentomology 4 (5): 121—142.

Friedrich, H. (1953): Neuroptera. In: Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs 5, 3. Abt., XII. Buch, Teil a: 1—148.

Grandi, G. (1951): Introduzione allo studio dell'entomologia. Bologna 1951, 2: 1—1332.

Grassé, P. P. (1951): Traité de Zoologie. Paris 1951, 10: 18—22.

Handlirsch, A. (1933—36): Raphidides. In: Kükenthal und Krumbach: Handbuch der Zoologie. 4, 2. Hälfte, 1. Teil, Insecta 2: 1402—1413.

Martynov, A. B. (1928): Permian fossil insects of North-East Europe. Trav. Mus. Geol. Acad. Sci. URSS 4: 1—118, Taf. 1—17 (zitiert n. Carpenter 1936).

Matsuda, R. (1957): Comparative morphology of the abdomen of a machilid and a raphidiid. Trans. Amer. Ent. Soc. 83: 39—63.

— (1956 a): The comparative morphology of two species of insects. Microentomology 21: 1—65.

— (1956 b): Musculature of the head of *Agulla adnixa* (Hagen). Neuroptera, Raphidiidae. J. Kansas ent. Soc., Manhattan 29: 146—155.

Principi, M. M. (1949): Contributi allo studio dei neurotteri Italiani. Boll. ist. Ent. Univ. Bologna 17: 316—362.

Snodgrass, R. E. (1957): A revised interpretation of the external reproductive organs of male insects. Smithson. misc. Collns. 135 (6): 1—60.

Stitz, H. (1909): Zur Kenntnis des Genitalapparats der Neuropteren. Zool. Jb. Anat. 27: 377—448, Taf. 25—29.

Tjeder, B. (1956): Neuroptera. In: Tuxen: Taxonomists glossary of genitalia in insects. Kopenhagen: 76—83.

— (1967): Neuroptera — Planipennia. The Lace-wings of Southern Africa. 6. Family Nemopteridae. In: Hanström, Brinck, Rudebeck: South African Animal Life 13: 290—501.

Eine Aufzählung der Arbeiten von Navás findet sich bei Aspöck (1966), so daß ihr Nachweis hier entfallen kann.

Anschrift des Verfassers: Dr. K.-E. Lauterbach, 74 Tübingen, Hölderlinstr. 12, Zool. Institut.

Zeitschrift/Journal: Bonn zoological Bulletin - früher Bonner Zoologische Beiträge.

Jahr/Year: 1972

Band/Volume: 23

Autor(en)/Author(s): Lauterbach Karl-Ernst

Artikel/Article: Beschreibung zweier neuer europäischer Inocelliiden (Insecta, Raphidioptera), zugleich ein Beitrag zur vergleichenden Morphologie und Phylogenie der Kamelhalsfliegen 219-252